KARPOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR SYSTEMATIK VON CENTAUREA UND VERWANDTEN GATTUNGEN

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Freien Universität Berlin

1960

Vorgelegt

von

Manfred Dittrich

aus Berlin

1966

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Referent: Professor Dr. rer. nat. GERHARD WAGENITZ
2. Referent: Professor Dr. sci. nat. THEO ECKARDT

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 20. 12. 1966
Tag der Promotion:

11. Mrz. 1968

Bot. Jb.	88	1	70—122	Stuttgart, 24. Januar 1968

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen

Von

Manfred Dittrich

Mit Tafel 8—11 und 41 Abbildungen im Text

Teil I

Mit 41 Abbildungen im Text

*) D 188, gekürzte Fassung.

Inhaltsverzeichnis

(Teil I und Teil II)

A. Einleitung 70
I. Problemstellung 70
II. Material und Methoden 71
B. Hauptteil 72
I. Anatomisch-morphologischer Aufbau der Achäne von *Centaurea* und verwandten Gattungen 72
II. Die verwendeten anatomischen Merkmale 73
III. Spezielle Untersuchungen der Sippen 79
IV. Diskussion der Ergebnisse 123
1. Bewertung der anatomischen Merkmale 123
2. Begrenzung der Gattung *Centaurea* L. s. str. 137
3. Verwandtschaftsbeziehungen der Sippen 141
V. Nomenklatorische Bemerkungen 155
C. Zusammenfassung 156
Summary 157
D. Literaturverzeichnis 158
Tafelerklärungen 160

A. Einleitung

I. Problemstellung

Taxonomische Arbeiten innerhalb der Subtribus Cardueae-Centaureinae (früher Cynareae-Centaureinae) werden noch immer dadurch erschwert, daß das System weithin als unnatürlich zu bezeichnen ist, da es zumindest in einigen Gruppen auf der Verwendung von „Schlüsselmerkmalen" beruht. Man bediente sich dabei hauptsächlich der Merkmale des Pappus und der Hüllblattanhängsel. Da beide nachweislich in verwandtschaftlich relativ weit entfernten

Gruppen auch konvergent entstanden sein können, kam es zur Bildung heterogener Sammelgattungen, wie z. B. *Centaurea*. Als Beispiel sei das System von Hoffmann (1894) angeführt, der den größten Teil dieser Subtribus in der Gattung *Centaurea* mit insgesamt 41 Sektionen vereinigte. Die Hauptschwierigkeit besteht darin, daß die Gattungen durch noch zu wenig Merkmale gegeneinander abzugrenzen sind. Dem Ziel, diese großen Gattungen in natürliche Gruppen aufzugliedern und deren verwandtschaftliche Zusammenhänge zu erkennen, ist man durch die Heranziehung weiterer Merkmale, z. B. der Pollenmorphologie durch Wagenitz (1955), beträchtlich näher gekommen.

Briquet (1916) hat gezeigt, daß anatomische Merkmale der Achänen für die Gattungsbegrenzung der Anthemideae (Compositae) von großem Nutzen sind. Da die älteren karpologischen Untersuchungen sich meist auf mehrere Tribus oder die gesamte Familie bezogen (z. B. Heineck, 1890; Lavialle, 1912; Gravirowskaja, 1921), konnten nur ausgewählte Vertreter aus jeder Subtribus untersucht werden. In fast allen Arbeiten beschränkte man die Untersuchungen auf einen in nicht bestimmter Höhe durch die Achäne geführten Querschnitt. Briquet (1930 a und b) nahm als erster genaue karpologische Studien an zwei Gattungen (*Mantisalca* Cass. und *Crupina* Cass.) der Subtribus Cardueae-Centaureinae vor. Die sowohl aus Längs- als auch Querschnitten gewonnenen Merkmale waren dazu geeignet, die untersuchten Gattungen genau zu charakterisieren.

In diesen Untersuchungen soll an Hand möglichst vieler Sippen der Cardueae-Centaureinae, insbesondere der Gattung *Centaurea* geprüft werden, inwieweit sich anatomische Fruchtmerkmale zur Gattungsbegrenzung und möglicherweise auch zur Gliederung der Gattung *Centaurea* auswerten lassen, und in welchem Maße die verwandtschaftlichen Beziehungen der Sippen untereinander erschlossen werden können.

An dieser Stelle sei Herrn Prof. Dr. G. Wagenitz für die Anregung zu dieser Arbeit und Herrn Prof. Dr. Th. Eckardt für ihre Unterstützung und Förderung herzlich gedankt.

Dem Direktor des Botanischen Gartens und Museums Berlin-Dahlem danke ich für die Erlaubnis, Pflanzenmaterial aus dem Botanischen Garten zu verwenden und das Herbar zu benutzen. Bei der Beschaffung von Samen verschiedener Arten wurde ich von Herrn Dr. A. Kress (München), Kurator Herrn Dr. M. A. Delia (Malta) und Herrn Dr. A. Røsvik (Bergen) unterstützt, ihnen sowie allen Mitarbeitern des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, die mir bei der Lösung verschiedener technischer Probleme geholfen haben, sei hiermit mein besonderer Dank ausgesprochen.

II. Material und Methoden

Das untersuchte Frischmaterial stammt aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem oder wurde hier aus Achänen gezogen, die wir durch den Samenaustausch aus anderen Botanischen Gärten erhielten. Soweit es möglich war, wurden die Früchte direkt am natürlichen Standort eingesammelt und

fixiert. Die ausgereiften Achänen wurden vorwiegend mit den Fixiergemischen CRAF V (Sass, 1951) oder Formol-Propionsäure-Alkohol (FPA) behandelt. Das nur in wenigen Fällen verwendete Herbarmaterial aus dem Botanischen Museum Berlin-Dahlem wurde nach einer Methode von Dawson (1961) vor der Fixierung zwei Tage in einer Detergentiumlösung erweicht und anschließend entlüftet. Die Schnitte wurden nach der üblichen Paraffinmethode mit Benzol als Intermedium hergestellt. Vor dem Schneiden wurden die eingebetteten und vorher angeschnittenen Früchte wegen ihres stark verholzten Perikarps zum Erweichen für 48 Stunden in eine feuchte Kammer (bei ca. 45° C) gebracht. Die nach der Methode von Haupt auf den Objektträgern befestigten Schnitte wurden vor dem Färben mit einem Celloidinfilm überzogen. Als besonders geeignet hat sich die Doppelfärbung mit Fuchsin und Fast Green (Johansen, 1940) erwiesen. Handschnitte von einigen Herbarproben dienten nur der Ergänzung.

Die Zeichnungen habe ich mit einem Zeichenprisma und dem Mikroskop SM der Firma Leitz angefertigt. Das Mikroskop Ortholux mit der Kleinbildkamera Leica (Aristophot) diente der Anfertigung der Mikrophotographien.

Von den untersuchten Arten werden Herbarbelege im Botanischen Museum Berlin-Dahlem aufbewahrt. Da die aus dem Samenaustausch erhaltenen Früchte sich mehrfach als falsch bestimmt erwiesen, ist in allen Fällen eine sorgfältige Nachprüfung vorgenommen worden. Für die Unterstützung hierbei möchte ich Herrn Prof. Dr. G. Wagenitz nochmals danken. Eine Liste der untersuchten Arten mit den Nummern der Herbarbelege ist in der Dissertation enthalten und konnte leider aus Platzmangel nicht abgedruckt werden[1]).

B. Hauptteil

I. Anatomisch-morphologischer Aufbau der Achäne von *Centaurea* und verwandten Gattungen

Nach den vorliegenden Untersuchungen läßt sich die aus einem unterständigen Fruchtknoten hervorgehende Schließfrucht dieser Sippen folgendermaßen charakterisieren. Das aus zwei medianen Karpellen gebildete Perikarp der Achäne wird von vier Gefäßen versorgt, zwei medianen, die an der Basis durch ein ebenfalls medianes Basalgefäß verbunden sein können und zwei transversalen Leitbündeln. Alle münden in ein unterhalb des Pappus gelegenes Ringgefäß ein, von dem aus die Kron-Staubblatt-Röhre und der Stylus versorgt werden. Unter der Mikropyle zweigt das Funikulargefäß ab, das die anatrope Samenanlage des allein fertilen abaxialen Karpells versorgt. Der Funikularstrang reicht bis zur Chalaza, von wo ein Integumentbündel ausgeht, das bis in die Spitze des Integuments reicht. Zwischen den vier Vertikalgefäßen werden häufig Prokambiumstränge angelegt, deren Zahl variabel ist. Durch die Förderung des abaxialen Karpells gelangt die Abbruchstelle der Achäne, die

[1]) Die ungekürzte Fassung der Dissertation befindet sich in der Bibliothek des Botanischen Museums Berlin-Dahlem.

durch die verholzten Karpellränder begrenzt wird, in die für die Cardueae typische, zur Abstammungsachse weisende, basal-laterale Stellung (vgl. Abb. 1). Die Abbruchstelle ist entweder durch ein Elaiosom oder ein nicht hervortretendes Sternparenchym (Taf. 9, Fig. 1) gekennzeichnet. Das parenchymatische oder verholzte Perikarp besteht im mittleren Bereich der Achäne aus 4—8 Zellagen langgestreckter Zellen. Am apikalen Ende der Schließfrucht wird mehr oder weniger deutlich ein Krönchen abgegliedert, das fast immer aus isodiametrischen Zellen mit relativ stark verdickten und verholzten Zellwänden besteht. Die obere Fläche des Krönchens wird von Briquet (1930 a) als Apikalplatte (plateau apical) bezeichnet. Der größte Teil dieser Fläche wird von einer Epidermis abgeschlossen, deren Elemente von uns als „Polsterzellen" bezeichnet werden, wenn diese auch nach der Reife der Früchte parenchymatisch bleiben und ihre Radialwände länger oder mindestens so lang wie die Tangentialwände sind. Die Polsterzellen tragen im Gegensatz zur übrigen Perikarpepidermis nie Haare. Rings um die Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre gruppiert sich der Pappus, dessen Borsten in mehr oder weniger vielzähligen Schrägzeilen der Apikalplatte inseriert sind. Ist der Pappus doppelt, so entspringen die Borsten der inneren Reihe einem Sklerenchymring, der sich im Längsschnitt als mehr oder weniger keulige Basis zeigt. Im Zentrum der Apikalplatte steht ein ringförmiger Diskus, aus dessen Grund sich der Griffel erhebt.

Der aus der unitegmischen, anatropen Samenanlage hervorgehende, mit dem Perikarp nicht verwachsene (Schwere, 1896) Same sitzt einem kurzen Funikulus auf. Die Testa ist nach außen durch eine für die Cardueae typische Epidermis abgeschlossen. Sie besteht aus einer Schicht kollenchymatischer Palisadenzellen, deren Radialwände zu $^9/_{10}$ sekundärverdickt und verholzt sind. Die Tangentialwände und das äußere $^1/_{10}$ der Radialwände bleiben unverdickt und unverholzt, weswegen auch nach der Reifezeit ein lebensfähiger Protoplast nachweisbar ist. Es handelt sich also nicht, wie in der Literatur häufig angegeben (z. B. Gerdts, 1905; Briquet, 1930), um Sklereiden. Der Rest des Testagewebes wird von einem 3—4 Zellagen starken Parenchym gebildet. Vom Endosperm bleibt meist ein kleiner Rest an der Basis des Samens über der Mikropyle erhalten. Die Testa umschließt einen Embryo, dessen Mediane senkrecht zu der der Frucht orientiert ist.

II. Die verwendeten anatomischen Merkmale

Die folgenden Merkmale beziehen sich vor allem auf Längsschnitte der Achänen. Querschnitte wurden nur zur Ergänzung herangezogen.

1. Verholzung des Perikarps: Die sekundären Wandveränderungen des Perikarps können verschieden stark ausgeprägt sein:

a) Das Perikarp bleibt bis auf die Basis, das Krönchen und meist zwei der Testaepidermis anliegende Zellagen parenchymatisch, sekundäre Wandablagerungen treten nur in geringem Maße auf (Abb. 11).

b) Stark verdickte und verholzte Zellen liegen besonders unter der Apikalplatte und in den der Testaepidermis anliegenden 2—3 Zellagen. Der Rest der Zellen weist weniger starke Zellwände auf, auch der Verholzungsgrad ist geringer (Abb. 27 a).

c) Das gesamte Perikarp besteht aus gleichmäßig stark verdickten und verholzten Zellen (Abb. 36).

2. Tüpfelung der Perikarpzellen:

a) Lokalisierte Tüpfelung: Stehen die Zellen nur stellenweise miteinander in Verbindung, ähnlich wie es beim Sternparenchym der Fall ist, so sind die Tüpfel auf diese Kanäle beschränkt (Taf. 8, Fig. 3 und 5). Dadurch entsteht ein großlumiges Interzellularsystem.

b) Zerstreute Tüpfelung: Die kleinen, schmalen Tüpfel sind unregelmäßig über die Zellwandflächen verteilt. Interzellularen befinden sich nur an den Zellecken, da die Zellen mit dem größten Teil ihrer Wandflächen an die der Nachbarzellen stoßen.

3. Exkretionskanäle: Die schizogen gebildeten Kanäle werden von einem einschichtigen Sekretionsepithel ausgekleidet (ähnlich wie sie z. B. bei den Koniferen gefunden werden (Esau, 1962; Sifton, 1945). Sie verlaufen parallel zu den vier Vertikalgefäßen von der Perikarpbasis bis in die Korolle. Häufig ist, sogar innerhalb einer Sektion, eine starke Reduktion des Exkretionssystems festzustellen. Die Kanäle werden enger, bis auf drei in den Karpellbasen gelegene Exkretionsbehälter (vgl. S. 82 und 124) oder vollständig reduziert. Ähnliche Reduktionsvorgänge beschrieb Col (1901—1904) für den vegetativen Bereich der Kompositen. Er stellte ebenfalls eine von der Spitze zur Basis fortschreitende Reduktion fest. Die Verbreitung der Exkretionskanäle in der Gattung *Centaurea* wurde von Lavialle (1912) untersucht.

4. Gerbstoffe: In den Perikarpzellen wurden lichtbraune bis schwarze Kugeln unterschiedlicher Größe gefunden, die häufig zu großen, festen Fladen zusammenfließen und die ganze Zelle ausfüllen können. Es kann sich hierbei um gerbsaures Eiweiß handeln, das durch Fixierung entmischt und ausgefallen ist, wie es von Klercker (1889; vgl. Küster, 1956, S. 560) für *Doronicum* und *Quercus* beschrieben wurde, oder um sogenannte „Inklusen", das sind Zelleinschlüsse, die in Früchten und Blättern weit verbreitet sind. Nach Hegnauer (1963) stellen die in Früchten vorkommenden Inklusen Phloroglucinderivate (die sogenannten Phloroglycotannoide der älteren Literatur) dar, für die man heute Catechine und Leucoanthocyane und von diesen abgeleitete Gerbstoffe setzen kann. Die für die Inklusen typische Rotfärbung mit Vanillin-Salzsäure (Lindtsches Reagenz) fiel nur schwach aus, da die Reaktion mit dem Alter der Inklusen abnimmt. Der Ausdruck „Gerbstoffe" ist im folgenden in der hier erläuterten Weise zu verstehen. Die Gerbstoffe können gleichmäßig im Perikarp auftreten, nur stellenweise abgelagert sein, woraus sich die für einige Sippen typische Tigerung der Früchte ergibt (Taf. 11, Fig. 14), oder ganz fehlen.

5. Die Orientierung der Apikalplatte:

a) Durch die Förderung des Krönchenrandes ist die Apikalplatte mehr oder weniger aufgerichtet (Abb. 6 b).

b) Die Apikalplatte ist horizontal orientiert (Abb. 19).

c) Die Apikalplatte ist abgerundet bzw. reduziert. Meist ist dieses Merkmal mit anderen Reduktionserscheinungen gepaart (Abb. 14 a und b).

d) Die Apikalplatte ist sockelartig über die Insertionsebene des Pappus emporgehoben (Abb. 7).

6. Polsterzellen: Eine Definition der Polsterzellen wurde bereits auf Seite 73 gegeben. Fehlen Polsterzellen, so wird die Apikalplatte von einer undifferenzierten Epidermis abgeschlossen, die sich in Form und Beschaffenheit nicht von der übrigen Perikarpepidermis unterscheidet (Abb. 5). Die Polsterzellen können verschiedenartig ausgebildet sein:

a) Polsterzellen in einer Zellage:

1. in das Krönchen eingesenkt, Radialwände zu den Tangentialwänden rechtwinklig orientiert und in der Mitte der Zellage am längsten (Taf. 8, Fig. 2).
2. Wie 1., nur mit nach innen geneigten Radialwänden (Abb. 37 d).
3. Wie 1., nur sind die Polsterzellen der Apikalplatte mehr oder weniger aufgelagert (Abb. 21).
4. Zentrifugal geförderte Polsterzellen, d. h. die Radialwände der äußersten Polsterzellen sind am längsten (Abb. 38).
5. Radialwände der Polsterzellen kaum länger als die Tangentialwände (Reduktionsform) (Taf. 8, Fig. 9).

b) Polsterzellen in zwei Zellagen:

1. Radialwände fast von gleicher Länge (ca. 40—50 µ) und rechtwinklig zur Oberfläche orientiert (Abb. 26 b).
2. Radialwände in der Mitte der Zellage am längsten (bis 80 µ) (Abb. 23).

7. Perikarpepidermis: Nach der Beschaffenheit der Epidermis kann man zwei Haupttypen unterscheiden:

a) Die Epidermiszellen behalten ihre parenchymatische Beschaffenheit bei, die Querwände sind dann meist rechtwinklig zur Achänenoberfläche orientiert. Die relativ kurzen Zellen (50 × 20 µ) tragen in den meisten Fällen eine starke Kutikula (Abb. 5 c). Nur in einem engen Verwandtschaftskreis weist die ebenfalls parenchymatische Epidermis grubenförmige Vertiefungen auf, in denen sich die Zellen extrem verkürzen, die Radialwände werden fast doppelt so lang wie die Tangentialwände (vgl. *Volutaria* Cass.; S. 82 und Taf. 10, Fig. 4).

b) Die Epidermiszellen bilden dicke Sekundärwände, verbunden mit starker Lignifizierung, wodurch das Zellumen völlig eingeengt werden kann; lediglich einige Tüpfelkanäle bleiben erhalten. Die Querwände sind dann stets zur Apikalplatte geneigt, die apikalen Zellenden zeigen Vorwölbungen, denen

Haare (einzellige Schlauchhaare) aufsitzen können. In einer Sektion von *Centaurea* sind die Vorwölbungen so stark gefördert, daß die Epidermis ein schindelartiges Aussehen erhält (Abb. 24 b). Zur Basis der Achäne hin können sich die Zellen verkürzen und Haare tragen (Abb. 34 und 36).

8. Haare: In der Subtribus Centaureinae wurden an den Früchten drei Haartypen gefunden:

a) Das der epidermalen Basalzelle inserierte Haar besteht aus einer bis zu 1 mm langen, zylindrischen Endzelle und einer kurzen Stielzelle (Taf. 10, Fig. 4).

b) Der epidermalen Basalzelle sitzt ein kurzes, kegelförmig zugespitztes Schlauchhaar mit breiter, stark verholzter und ringförmig verdickter Basis auf (Abb. 10 b—d).

c) Die epidermale Basalzelle trägt direkt auf der mehr oder weniger ausgeprägten, apikalen Vorwölbung ein relativ langes (ca. 0,5 mm), zylindrisches Schlauchhaar.

Die Behaarung der Achänen kann völlig fehlen (meist bei parenchymatischer Beschaffenheit der Epidermis), sie kann zerstreut angelegt oder mehr oder weniger dicht sein. Zwillingshaare wurden an den Perikarpien dieser Subtribus nicht gefunden, wodurch die Untersuchungen von Hess (1938) bestätigt werden.

9. Pappus: Im folgenden sollen die grundsätzlichen anatomischen Merkmale des Pappus erläutert werden. Die Borsten des Pappus sind, wie oben (S. 73) beschrieben wurde, unterhalb der Ablösungsstelle der Kron-Staubblatt-Röhre der Apikalplatte in Schrägzeilen inseriert. An Hand der anatomischen Untersuchungen ist es möglich geworden, die Begriffe „einfacher und doppelter Pappus" genau zu umgrenzen. Ein einfacher Pappus liegt vor, wenn die Borsten einer Schrägzeile, abgesehen von der Länge, völlig gleichgestaltet sind. Der doppelte Pappus ist dadurch gekennzeichnet, daß die innerste Borste jeder Schrägzeile sich von den übrigen durch eine mehr oder weniger keulige, aus verdickten und verholzten Zellen bestehende Basis unterscheidet (vgl. Abb. 41). Der doppelte Pappus gliedert sich danach in eine die Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre umstehende Reihe von Borsten (innerer Pappus), deren Länge und Orientierung variieren kann und einen äußeren Pappus, der sich aus in verschiedenzähligen Schrägzeilen stehenden, gleichgestalteten Borsten zusammensetzt. Die Borsten des inneren Pappus verwachsen seitlich mit ihrer keuligen Basis untereinander zu einem Sklerenchymring.

Nach der Verteilung der sekundär verdickten und verholzten Zellen und der langgestreckten Parenchymzellen in den Pappusborsten kann man eine Zweiteilung vornehmen:

a) Pappusborsten mit zentralem Parenchym. Sämtliche Borsten bestehen bis auf einen zentralen, aus langgestreckten Zellen aufgebauten Parenchymstrang aus ebenfalls mehr oder weniger langgestreckten Sklerenchymzellen.

b) Pappusborsten mit dorsalem (abseitigem) Parenchym. Sämtliche Borsten bestehen auf der Ventralseite aus verdickten und verholzten Zellen und auf der Dorsalseite aus langgestreckten Parenchymzellen.

10. Elaiosome: Die Bezeichnung Elaiosome wurde von Sernander (1906) für öl- oder fetthaltige Anhängsel an Samen und Früchten eingeführt, die mit Myrmekochorie in Zusammenhang stehen.

Ein Fehlen von Elaiosomen wurde in folgenden Gattungen festgestellt: *Crupina, Serratula, Rhaponticum* und in der Gattung *Centaurea* in den Sektionen *Cheirolophus, Aetheopappus* und *Hyalinella*. Stets erfolgt dann die Ablösung der Achänen durch ein interzellularenreiches Sternparenchym (Taf. 9, Fig. 1). Auch in den Sektionen *Phaeopappus* und *Pseudophaeopappus* scheinen Elaiosome nicht ausgebildet zu werden. In allen anderen untersuchten Sippen der Centaureinae wurden Elaiosome gefunden. Es handelt sich einmal um die Elaiosome von *Amberboa, Volutaria, Mantisalca* und *Stizolophus*, die, wie auch andeutungsweise von Sernander (1906) und Briquet (1930 a) erwähnt, Bildungen der adaxialen Karpellbasis sind. Besonders deutlich wird das auf Taf. 9, Fig. 5 (*Volutaria lippii*), wo das parenchymatische Elaiosomgewebe und der hakenartige, der Integumentepidermis anliegende, verholzte Fortsatz des adaxialen Karpells einen einheitlichen Gewebeverband bilden. Das Elaiosom wird außerdem von dem adaxialen Dorsalmedianus umfaßt (vgl. Übersichtszeichnungen). Das parenchymatische, interzellularenfreie Gewebe besteht aus mehr oder weniger langgestreckten Zellen, in denen reichlich Lipoide gespeichert werden. Eine Differenzierung in ein zentrales Grundgewebe und in eine periphere Futterzellenschicht tritt nicht ein. Die Termini Grundgewebe und Futterzellenschicht wurden von Bresinsky (1963) eingeführt. Eine derartige Differenzierung der Elaiosome ist typisch für die Gattung *Centaurea;* sie lassen sich auf Grund ihres anatomischen Aufbaues folgendermaßen gliedern:

a) Die zahnartig geformten Elaiosome, bestehend aus langgestreckten Parenchymzellen, bilden ein längstextiertes Gewebe, das frei von Verholzungen ist (Taf. 9, Fig. 2). Hierher zu rechnen sind außerdem Zwischenformen, die in der Sektion *Acrocentron* beobachtet wurden, und die zum nächsten Typ überleiten. Die ebenfalls längstextierten Elaiosomgewebe zeigen keine Interzellularen mehr, bei einigen Arten dieser Sektion geht das längstextierte Gewebe in ein schwach welliges über, Verholzungen treten jedoch nie auf.

b) Die Elaiosome sind in zwei verschiedene Gewebe differenziert. Ein parenchymatischer Gewebemantel (Futterzellenschicht) aus langgestreckten bis isodiametrischen Zellen, in deren Zellumen Fette gespeichert werden, umschließt einen mehr oder weniger wellig textierten Kern (Grundgewebe), der sich aus meist langgestreckten Zellen mit schwach verdickten, jedoch verholzten und getüpfelten Zellwänden zusammensetzt. Die Grenze zwischen Kern und Parenchymmantel ist in der *Montana*-Gruppe der Sektion *Cyanus* noch unscharf, das Elaiosom ist auch noch zahnartig geformt (Taf. 9, Fig. 3). Meist sind die Elaiosome jedoch abgerundet, wie es in Taf. 9, Fig. 4 zu sehen ist, der Kern

hebt sich scharf vom Parenchymmantel ab. Einen weiteren sich vom vorigen herleitenden Elaiosom-Typ findet man in dem Verwandtschaftskreis, der sich um die Sektion *Mesocentron* gruppiert. Hier bestehen die sehr kleinen, abgerundeten (fast kugligen) Elaiosome nur noch aus Parenchymzellen, wenige Arten bilden noch kleine, manchmal nur noch aus zwei verholzten Zellen bestehende Elaisomkerne aus (Abb. 27; Taf. 9, Fig. 6).

11. Samen: Der im Normalfall immer in Einzahl gebildete Same der Frucht (vgl. Mestre, 1957) bietet nicht viel systematisch verwertbare Merkmale. Als sehr wichtig für die Gattungsbegrenzung und außerordentlich konstant hat sich die Ausgestaltung des Hilums erwiesen. Die in der Subtribus Centaureinae zu unterscheidenden Hilum-Typen habe ich nach der Orientierung zur Längsachse der Achäne als Hilum basale, Hilum laterale und nach der Form als Hilum caudatum bezeichnet. Die drei Typen lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

a) Hilum laterale: Die kurze freie Basis des Funikulus zeigt auf der abaxialen Seite (im Querschnitt auch auf den transversalen Seiten) ein ganz allmähliches Ansteigen der Radialwandlängen der Testaepidermis (Abb. 3 a). Dadurch setzt sich der Funikulus mehr oder weniger gradlinig in apikaler Richtung fort (Taf. 10, Fig. 8 und 9), der Nabel des Samens gelangt in eine laterale Stellung.

b) Hilum basale: Die kurze Funikulusbasis ist in die Mikropyle hineingestülpt, die Epidermis des Funikulus auf der abaxialen Seite zeigt ganz plötzlich verlängerte Radialwände, wodurch jene in basaler Richtung wulstartig vorgewölbt wird. Das Hilum kommt dadurch in eine basale, mehr oder weniger horizontal zur Längsachse orientierte Lage (Abb. 7 und Taf. 10, Fig. 7).

c) Hilum caudatum: Dieser Typ nimmt eine Mittelstellung zwischen den ersten beiden Fällen ein. Man stellt zunächst eine allmähliche Verlängerung der epidermalen Radialwände auf der abaxialen Funikulusseite fest. In Höhe der Mikropyle wird die Länge der Radialwände plötzlich stark gefördert, wodurch wiederum ein Wulst auf der abaxialen Seite zustandekommt (Abb. 11). An der Basis des Samens ragt der Funikulus schwanzartig vor (Taf. 10, Fig. 10).

12. Verlauf des Funikularbündels: Der Funikularbündelverlauf hängt mehr oder weniger von der Gestalt des Hilums ab, wird aber auch durch die Lage der Abzweigung vom medianen Basalgefäß beeinflußt. Achänen, deren Samen ein Hilum caudatum ausbilden, haben einen gradläufigen Funikularstrang, der unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigt (Abb. 11). Bei Samen mit einem Hilum basale zweigt das S-förmig gebogene Funikularbündel (Abb. 5 a) ebenfalls unterhalb der Mikropyle ab; während die Samen mit einem Hilum laterale von einem einfach gekrümmten Funikularstrang innerviert werden, der im Mikropylarbereich schwach gewellt sein kann und meist über der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigt.

13. Testaepidermis: Bei der Ermittlung des Testaindex wurde

so verfahren, daß das Verhältnis der Längen der Tangential- zu denen der Radialwände bestimmt wurde; daraus ergeben sich vergleichbare Werte für das Längen-Breiten-Verhältnis. In den meisten Fällen sind die Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt (Briquet, 1930 a); nur in einer Sektion (*Cyanus* DC.) sind sie rechtwinklig zur Samenoberfläche orientiert.

III. Spezielle Untersuchungen der Sippen

Im folgenden sollen die untersuchten Sippen der Subtribus auf die im vorangegangenen Abschnitt besprochenen anatomischen Merkmale ihrer Achänen hin untersucht werden. Die Reihenfolge der bei jeder Sippe behandelten Arten ergibt sich aus ihren anatomischen Fruchtmerkmalen; Arten mit den meisten primitiven Merkmalen stehen am Anfang und die abgeleitetsten am Ende der Aufzählung.

Serratula L., Abb. 2 und 4, Taf. 8, Fig. 4 und 5; Taf. 10, Fig. 2; Taf. 11, Fig. 1 und 2.

1. *S. tinctoria* L. (sect. *Serratula* [= sect. *Sarreta* DC.])
   S. coronata L. (sect. *Mastrucium* Cass.)
   S. quinquefolia M. Bieb. (sect. *Klasea* [Cass.] DC.)
2. *S. caput-najae* Zahariadi (sect. *Klasea* [Cass.] DC.)
   S. cupuliformis Nakai et Kit. (sect. *Klasea* [Cass.] DC.)

Die unter 1. und 2. aufgeführten Arten unterscheiden sich in ihren anatomischen Merkmalen so stark, daß sie gesondert behandelt werden müssen.

1. Perikarp: Zellwände mehr oder weniger parenchymatisch, nur unterhalb des Pappus und im unteren Viertel der Achäne verdickte und verholzte Zellwände (Abb. 2 a; Taf. 8, Fig. 4). Gewebe mit Interzellularen, demzufolge mit lokalisierter Tüpfelung. Exkretionskanäle regelmäßig über den vier Vertikalgefäßen (Taf. 10, Fig. 2). Gerbstoffe besonders reichlich bei *S. coronata.* Rand der Apikalplatte deutlich aufgerichtet. An Stelle von Polsterzellen normal entwickelte Epidermiszellen, die wie die der übrigen Perikarpepidermis gestaltet sind; mit stark entwickelter Kutikula; basale Epidermiszellen verholzt und meist auch getüpfelt; Haare fehlen. Pappus stets einfach, Borsten also immer gleich gestaltet, aus langgestreckten Sklerenchymzellen und einem zentralen parenchymatischen Parenchymstrang gebildet (Taf. 8, Fig. 4 und Abb. 41). Bei *S. quinquefolia* Zellen der Borstenunterseite nicht mehr so stark verdickt und verholzt. Elaiosome fehlen bei allen untersuchten Arten der Gattung, Ablösung der Achänen durch ein lockeres Sternparenchym (Taf. 9, Fig. 1). Samen mit kurzem Funikulus ein Hilum laterale bildend; *S. quinquefolia* zu den Arten des zweiten Typs überleitend (Abb. 4). Verlauf des Funikularbündels bei *S. tinctoria* noch geradläufig, während das von *S. caput-najae* stark S-förmig gebogen ist. Zellen der Testaepidermis stets zur Mikropyle geneigt, mit einem Index von 1,6—1,9.

2. Perikarp größtenteils parenchymatisch, nur unterhalb des Pappus und im basalen Bereich der Achäne verholzte Zellen (Abb. 2 b; Taf. 8, Fig. 5); mit lokalisierter Tüpfelung. Exkretionskanäle stets vorhanden, in den Zellvakuolen reichliche Gerbstoffablagerungen (schwarze Färbung der Achänen!). Apikalplattenrand aufgerichtet; Polsterzellen fehlen, Epidermiszellen mit starker Kutikula und rechtwinklig zur Achänenoberfläche orientierten Radialwänden, ihre Verholzung und Tüpfelung auf das basale Viertel der Achäne beschränkt, Epidermiszellen in diesem Bereich kaum kürzer als in der Mitte der Achäne (100×15 µ). Pappus einfach, mit spitzwinklig inserierten Borsten, diese, wie schon andeutungsweise bei *S. quinquefolia*, auf der Unterseite mit einem zwei Zellagen starken Parenchym, Oberseite der Borsten aus langgestreckten Sklerenchymzellen aufgebaut. Elaiosome fehlen, Ablösung der Achänen durch ein Sternparenchym (siehe 1.). Die Samen mit einem Hilum basale (Abb. 2 b); Funikularstrang stark S-förmig gekrümmt. Index der Testaepidermis 3,6, Zellen zu Mikropyle geneigt.

Rhaponticum Adans., Abb. 5
Rh. carthamoides Iljin (sect. *Fornicium* [Cass.] Soskov)
Rh. cynaroides (DC.) Less. (sect. *Stemmacantha* [Cass.] DC.)
Rh. pulchrum Fisch. et Mey. (sect. *Rhaponticum* [= sect. *Eurhaponticum* DC.])

Obwohl die untersuchten Arten verschiedenen Sektionen angehören, ist der anatomische Bau der Achänen einheitlich.

Perikarp größtenteils parenchymatisch, nur die Karpellbasen, die inneren zwei Zellagen des Perikarps und, wenn auch wesentlich schwächer, der apikale Bereich (Krönchen) verholzt. Äußere Schichten der Karpellbasis ohne Interzellularen, im übrigen Perikarpgewebe dagegen stark entwickelt; Tüpfelung lokalisiert. Exkretionskanäle fehlen, Gerbstoffeinschlüsse besonders in der Perikarpepidermis (weniger bei *Rh. pulchrum*). Apikalplatte am Rande wenig aufgerichtet; Polsterzellen fehlen in dieser Gattung, laterale Epidermiszellen wie die der Apikalplatte; Epidermiszellen parenchymatisch (nur bei *Rh. pulchrum* schwach verholzt), mit dicker Kutikula, relativ kurz (ca. 50×20 µ) und mit rechtwinkling zur Achänenoberfläche orientierten Radialwänden (Abb. 5 c; vgl. auch Taf. 10, Fig. 5). Pappus doppelt, sämtliche Borsten mit zentralem Parenchymstrang, im Längsschnitt relativ dick (ca. 6 Zellagen); Borsten des inneren Pappus mit schwach keuliger Basis (Abb. 5 b). Elaiosome fehlen. Samen mit einem Hilum basale; Funikularstrang in der Mikropylarregion S-förmig gekrümmt und in der Höhe der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, mit einem Index von 5—5,5.

Amberboa Less. (nom. conserv.)
A. moschata (L.) DC. (= *Centaurea moschata* L.)
A. glauca (Willd.) Grossh. (= *Centaurea glauca* Willd.)

Perikarp nur unterhalb des Pappus und der Polsterzellen, an seiner Basis und die der Testa anliegenden 2—3 Zellagen des Perikarps verholzt; Interzellularen zwischen den sekundär veränderten Zellen nur in geringem Maße an den Zellecken, Tüpfelung dementsprechend zerstreut; die Zellen des restlichen Perikarpgewebes mit wenigen, aber großen (fast so breit wie die Querwände!) Tüpfeln (Abb. 6 b) und zwischen den Zellen große Interzellularen. Apikalplatte an ihren Rändern aufgerichtet (Abb. 6 a und b). Perikarpbasis mit wulstartiger Erweiterung, bestehend aus sekundär stark verdickten und verholzten Zellen. Über den vier Vertikalgefäßen gut entwickelte Exkretionskanäle. Gerbstoffe reichlich. Polsterzellen nicht entwickelt; Epidermiszellen mit starker Kutikula, parenchymatisch, nur an der Basis der Achäne (Wulst) verholzt und getüpfelt, mit rechtwinklig zur Achänenoberfläche orientierten Radialwänden (ca. 20 μ lang), Tangentialwände ca. 40 μ lang; Perikarp mit typischen, grubenförmigen Vertiefungen, in letzteren Epidermiszellen mit ca. 25 μ langen Tangential- und etwa 30 μ langen Radialwänden und häufig am apikalen Zellende bis zu 1 mm messende Schlauchhaare tragend; zylindrische Endzelle der Haare vermittels einer ca. 10 μ langen Stielzelle der epidermalen Basalzelle aufsitzend (Abb. 6 a); basale Epidermiszellen wesentlich kleiner, nie Haare tragend. Pappus doppelt, Borsten der inneren Reihe stets mit keuliger Basis (Abb. 6 c), sämtliche, in 8- bis 6zähligen Schrägzeilen angeordneten Borsten mit abseitigem Parenchym. Elaiosome undifferenziert; abgerundeter, interzellularenloser Gewebekomplex, aus isodiametrischen, fast vakuolenlosen Zellen bestehend, vom adaxialen Dorsalmedianus und dem Vorsprung der adaxialen Karpellbasis umfaßt; zwischen Elaiosom und adaxialer Karpellbasis weder ein Trennungsgewebe noch Abgrenzung durch ein medianes Basalgefäß, da letzteres kurz nach der Abzweigung des Funikularbündels endet (Taf. 9, Fig. 5). Same mit Hilum basale; Funikularbündel unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend; letzteres teilt sich danach, wie bei den Gattungen *Volutaria, Mantisalca* und bei *Centaurea* in der Sektion *Cheirolophus*, in mehrere kurze, apikalwärts aufgerichtete Äste auf und verschmilzt nicht wie in den übrigen Gattungen mit dem adaxialen Dorsalmedianus. Funikularstrang im Mikropylarbereich S-förmig. Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle hin geneigt, Index: 3,6.

Volutaria Cass., Abb. 7; Taf. 9, Fig. 5 und Taf. 10, Fig. 3 u. 4
V. crupinoides (Desf.) Maire
V. leucantha (Coss.) Maire
V. lippii (L.) Cass.
V. muricata (L.) Maire

Perikarp: Verholzung und Interzellularenbildung wie bei *Amberboa*, mit Ausnahme des wesentlich größeren Tüpfeldurchmessers im parenchymatischen Perikarpbereich. Alle untersuchten Arten in der eigenartigen Aus-

differenzierung des Krönchens (vgl. Abb. 7 b und 6 b) von *Amberboa* abweichend: Apikalplatte horizontal orientiert, sockelartig über die Insertionsebene des Pappus emporgehoben und von einer Lage gut entwickelter Polsterzellen bedeckt. Perikarpbasis wulstartig wie bei *Amberboa*. Die der Testaepidermis anliegenden, verholzten Zellagen der adaxialen Perikarpbasis wie bei *Amberboa* bis fast zur Mikropyle reichend, hier aber hakenförmig umgebogen und ohne Trennungsgewebe in das Elaiosomgewebe übergehend (Abb. 7 a). Reduktion der von der Basis der Achäne bis in die Korolle reichenden Exkretionsgänge von *Amberboa* zu den eiförmigen (100×50 µ) Exkretionsbehältern von *Volutaria* (Taf. 10, Fig. 3); abaxialer Exkretionskanal restlos reduziert; Exkretionsbehälter, von einem einschichtigen Epithelmantel ausgekleidet, nur noch im Bereich des basalen Karpellwulstes über den beiden Transversalgefäßen und dem adaxialen Dorsalmedianus anzutreffen. Gerbstoffe in den Vakuolen der Perikarpzellen. Gesamte Epidermis und Polsterzellen von einer starken Kutikula bedeckt. Epidermis der Achänenflanken wie in der Gattung *Amberboa*, Haare jedoch auf die grubenförmigen Vertiefungen beschränkt; ihre toten Basalzellen abgerundet, ohne Kutikula, je eine tonnenförmige Stielzelle mit einer zylindrischen Endzelle tragend (Taf. 10, Fig. 4). Pappus sekundär einfach, in 3- bis 2zähligen Schrägzeilen der Apikalplatte inseriert (Abb. 7 a). Rudimente des inneren Pappus (vgl. S. 128) in Form kleiner, stark verdickter und verholzter Zellen vor den Borsten der innersten Reihe; sämtliche Borsten mit abseitigem Parenchym. Elaiosome wie in der Gattung *Amberboa*. Same mit Hilum basale; medianes Basalgefäß nach der Abzweigung des S-förmig verlaufenden Funikularbündels bereits vor dem zapfenartigen Anhang der adaxialen Karpellbasis endend (Taf. 10, Fig. 9; Abb. 7 a). Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, mit einem Index von 4—4,5.

Mantisalca Cass., Abb. 8; Taf. 8, Fig. 8

M. salmantica (L.) Briq. et Cav. (= *Microlonchus salmanticus* DC., *Centaurea salmantica* L.). Über diese Gattung liegt bereits eine anatomische Bearbeitung der Früchte von Briquet, 1930 a vor.

Perikarp: Zellen des Krönchengewebes, der wulstartigen Perikarpbasis und die der Testa anliegenden 1—2 Zellagen mit stark verdickten und verholzten Zellwänden, Interzellularen nur an den Zellecken; restliches Gewebe (Achänenflanken) aus langgestreckten Parenchymzellen und großlumigen Interzellularen bestehend, Tüpfelung lokalisiert; Tüpfel der Zellen meist so breit wie ihre Querwände. Exkretionskanäle parallel über den vier Vertikalgefäßen. Gerbstoffe ebenfalls nachweisbar. Polsterzellen in einer Lage, mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden und relativ dicker Kutikula. Epidermiszellen der Achänenflanken (meist 40 µ lang und 10 µ breit) an die der Gattungen *Amberboa* und *Volutaria* erinnernd, jedoch nie Schlauchhaare tragend; Epidermiszellen der grubenförmigen Vertiefungen 30 µ lang und 40 µ breit. Pappus doppelt; der innere (Abb. 8 b) aus einem verholzten,

ringförmigen Wulst bestehend, dem abaxial eine aufgerichtete, steife Borste aufsitzt; Ringwulst und Schuppe auf der Unterseite aus schwach verdickten und fast gar nicht verholzten Zellen bestehend. Borsten des nach außen anschließenden äußeren Pappus mit abseitigem Parenchym, in ca. 6zähligen Schrägzeilen angeordnet. Elaiosome: Undifferenzierter, interzellularenfreier Gewebekomplex, aus isodiametrischen Parenchymzellen bestehend. Same mit Hilum basale; Funikularstrang unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend und im Bereich derselben S-förmig geknickt; medianes Basalgefäß nicht mit dem adaxialen Dorsalnerv verschmelzend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Zellen und einem Index von 5,0.

Crupina Cass., Abb. 10; Taf. 8, Fig. 7 und Taf. 10, Fig. 6
Crupina vulgaris Cass.

Perikarp durch zwischen innerem Pappus und Diskus gelegenen Ringwulst charakterisiert (siehe Seite 84), sein äußeres Drittel aus langgestreckten, apikalwärts gerichteten Sklerenchymzellen und sein restliches Gewebe aus isodiametrischen Parenchymzellen bestehend (Taf. 10, Fig. 6). Perikarpgewebe bis auf verdickte und verholzte Zellen unterhalb der Apikalplatte, des Diskus und der Karpellbasen parenchymatisch; nur englumige Interzellularen an den Zellecken, Tüpfelung zerstreut. Exkretionskanäle fehlen, Gerbstoffe nur in geringen Mengen nachweisbar. Horizontal orientierte Apikalplatte ohne Polsterzellen, dafür Epidermiszellen mit verdickten und später verholzenden, ca. 10 µ langen Außenwänden und wenig verdickten, ca. 30 µ langen Radialwänden (Taf. 8, Fig. 7); Epidermiszellen der Achänenflanken im oberen Bereich (über eine Länge von 0,5 mm) wie die der Apikalplatte; die nach unten anschließenden parenchymatischen Epidermiszellen mit ca. 20 µ langen Tangential- und ca. 10 µ langen, rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden, auf ihren apikal vorgewölbten Zellenden fast immer kurze, zugespitzte Schlauchhaare; letztere von der Achänenbasis nach oben von 30 µ bis ca. 0,2 mm an Länge zunehmend (Abb. 10 b—d, vgl. auch S. 76); Haare zur Reifezeit stark lignifiziert. Epidermiszellen der Perikarpbasis stark verholzt, ihre Haare unter Hinterlassung runder Abbruchstellen leicht abfallend. Pappus doppelt; die Borsten des äußeren in ca. 10zähligen Schrägzeilen, mit abseitigem Parenchym (zwei Zellagen) und die des inneren, etwas oberhalb der Ringwulstbasis inseriert, nur auf der Schuppenoberseite stark verholzt und ihre stark keulige Basis offensichtlich mit dem Perikarp verwachsen (siehe unten). Anstelle eines Elaiosoms ein von den Karpellbasen umschlossenes, längstextiertes, verholztes, getüpfeltes und interzellularenreiches Gewebe. Same mit Hilum caudatum; Radialwände auf der abaxialen Funikulusseite von der Basis bis in Höhe der Mikropyle nur 3—5 µ lang, dann auf 50 µ Länge ansteigend (Abb. 10 a). Funikularstrang geradläufig, unterhalb der Mikropyle vom medianen, beide Dorsalmediani verbindende Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit wenig geneigten Radialwänden, Index: 12,0.

Anmerkung zum Ringwulst des Perikarps: Aus Tafel 10, Fig. 6 geht eindeutig hervor, daß die Kronstaubblatt-Röhre dem parenchymatischen Anteil des Ringwulstes apikal vermittels eines Trennungsgewebes aufsitzt, daß, wie bei den übrigen untersuchten Cynareen das apikale Ringgefäß hinter der Insertionsstelle des inneren Pappus liegt, und daß der verholzte Anteil des Wulstes eine Zelltextur besitzt, die für die keulige Basis eines inneren Pappus typisch ist. Hieraus kann man schließen, daß der parenchymatische Wulstanteil dem Perikarp zuzuschreiben ist, während der verholzte Bereich desselben der Basis des inneren Pappus homolog ist, der mit dem perikarpalen Teil innig verwachsen ist.

Cnicus L., Abb. 12

Cnicus benedictus L.

Perikarp: Nur die Apikalplatte, die der Testa anliegenden zwei bis drei Zellagen, die Perikarpbasis und die Längsrippen aus stark verdickten und verholzten Zellen bestehend; Interzellularen eng und auf die Zellecken beschränkt, Tüpfelung deshalb zerstreut; Gewebe zwischen den Rippen und mindestens eine Zellage auf den Rippen aus langgestreckten Parenchymzellen (150×12 µ); verholzte Zellen von ähnlichen Ausmaßen; Gerbstoffe reichlich in den Perikarpzellen; Exkretionskanäle fehlen. Krönchen am apikalen Ende der Achäne mit etwas aufgerichteter Apikalplatte; letztere mit großen, parenchymatischen, von einer starken Kutikula abgeschlossenen und in einer Zellage angeordneten Polsterzellen; ihre Radialwände rechtwinklig zur Oberfläche der Apikalplatte orientiert. Epidermiszellen der Achänenflanken (ca. 120×15 µ) mit rechtwinklig orientierten Radialwänden aneinanderstoßend, stark verdickt und verholzt, vereinzelt auf den apikalen Zellenden kurze, meist gekrümmte und 3 µ breite Schlauchhaare (wie bei *Centaurea* ohne Stielzellen) tragend, basale Epidermiszellen nur unwesentlich kürzer. Pappus doppelt; der innere mit extrem keuliger, zweihöckriger Basis und einer starken Borste; Borsten wie die des äußeren Pappus in einer Reihe und auf ihrer Unterseite mit langgestreckten Parenchymzellen, oberseits dagegen stark verholzt und verdickt. Elaiosome in parenchymatischen Gewebemantel und Kern differenziert; Zellen des Kerns langgestreckt, wenig verdickt, aber verholzt, getüpfelt und schwach wellig textiert; gesamtes Gewebe ohne Interzellularen. Same mit Hilum caudatum; Funikularbündel geradlinig, unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, Index: 4,3.

Centaurea sect. **Cheirolophus** (Cass.) DC., Abb. 13 und 14; Taf. 11, Fig. 9 u. 10

C. crassifolia Bertol.

C. sempervirens L. (ssp. *mauritanica* F. Q.?)

C. uliginosa Brot.

C. webbiana Sch. Bip.

Perikarp apikal, basal und 2–3 der Testa anliegende Zellagen in den meisten Fällen sehr stark verdickt und verholzt, restliches Perikarpgewebe parenchymatisch; im oberen Drittel der Achäne fast keine Interzellularen, die darunterliegenden Zellen dagegen auf Grund ausgedehnter Interzellularräume mit lokalisierter Tüpfelung. Exkretionskanäle bei *C. webbiana* fehlend, bei *C. sempervirens* ssp. *mauritanica* äußerst reduziert und bei *C. crassifolia* nicht nachweisbar (Herbarmaterial!); Gerbstoffe nur in geringen Mengen vorhanden. Apikalplatte am Rande meist abgerundet, nur bei *C. crassifolia* noch deutlich aufgerichtet. Polsterzellen fehlen; Apikalplatte bei *C. crassifolia* durch eine Zellage normaler, parenchymatischer Epidermiszellen abgeschlossen, bei den übrigen Arten allmähliche Reduktion dieses Merkmals durch Verholzung und Rückbildung der Zahl und Größe der apikalen Epidermiszellen, höchster Reduktionsgrad bei *C. webbiana* (vgl. Abb. 13 c mit 14 b). Perikarpepidermis der Achänenflanken bei allen untersuchten Spezies einheitlich: Radialwände der Zellen rechtwinklig zur Oberfläche orientiert, viermal so lang als breit und doppelt so breit wie die darunterliegenden Perikarpzellen. Artunterschiede in diesem Merkmal lediglich im Verholzungsgrad: Bei *C. crassifolia* und *C. uliginosa* verbleibt trotz Verholzung $^{7}/_{10}$ des Zellumens, bei *C. sempervirens* nur noch ein getüpfelter Längsspalt, während bei *C. webbiana* nur die Tüpfel der Epidermiszellen persistieren; letztere stets ohne Haare. Perikarpbasis in dieser Sektion durch zahnartige Vorsprünge gekennzeichnet; letztere aus verholztem Gewebe entlang der Transversalgefäße bestehend (vgl. Taf. 11, Fig. 9 und 10). Pappus stets doppelt; Borsten des äußeren, in wenigzähligen Schrägzeilen angeordneten Pappus basal parenchymatisch (zur Reifezeit der Früchte deswegen abfallend); Borsten des inneren Pappus mit schwach keuliger Basis; letztere bei *C. crassifolia* bis auf abseitiges Parenchym gänzlich verholzt, bei den übrigen Arten Tendenz zur Reduktion des inneren Pappus: Zellen zwischen verholzter Basis und verholztem Borstenende bleiben bei *C. sempervirens* parenchymatisch (Abfallen der Borsten), bei *C. webbiana* nur noch Rudimente des inneren Pappus (kleine, verholzte, isodiametrische Zellen). Elaiosome fehlen, Ablösung der Achänen mittels eines Sternparenchyms. Same mit Hilum basale, Funikularbündel weit unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend; letzteres nach Abzweigung des Funikularbündels in kurze, aufgerichtete Äste divergierend und nicht mit dem adaxialen Dorsalmedianus verschmelzend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden und einem Index von 4,0–4,6.

Centaurea sect. **Plectocephalus** (D. Don) DC.

C. americana Nutt.

C. tweediei Hook. et Arn.

Den Untersuchungen liegen Handschnitte von Herbarmaterial zugrunde.

Perikarp parenchymatisch, nur an der Basis, unterhalb des Pappus und über der Testa (ca. 2 Zellagen) verdickt und verholzt; Tüpfelung durch großlumige Interzellularen lokalisiert; Exkretionskanäle über den vier Trans-

versalgefäßen verlaufend; Gerbstoffe in allen Perikarpzellen reichlich vorhanden; Apikalplatte aufgerichtet (bei *C. americana* ein nur schwach entwickeltes Krönchen); Polsterzellen fehlen, dafür normale, etwas verdickte Epidermiszellen mit starker Kutikula; Epidermiszellen der Achänenflanken von ähnlichem Bau, jedoch vereinzelt auf ihren apikalen Vorwölbungen einzellige Schlauchhaare tragend und mit wesentlich längeren Transversalwänden. Pappus doppelt; innerer mit schwach keuliger Basis und wie der äußere in ca. 4zähligen Schrägzeilen (bei *C. americana* nur 2–3 Reihen) angeordnete Pappus mit abseitigem Parenchym (?). Elaiosome stets gut entwickelt, zahnförmig, Differenzierung (?). Same mit Hilum basale. Testaepidermis mit nur schwach geneigten Radialwänden und einem Index von etwa 8,0.

Centaurea sect. **Stizolophus** (Cass.) DC., Abb. 9

C. balsamita (= *Stizolophus balsamita* [Lam.] Cass. ex Takht.)

Zellen des Perikarps nur im Bereich des Krönchens, der Perikarpbasis, des der Testa anliegenden Perikarpgewebes und der Epidermis mit verdickten und verholzten Wänden; in diesen Gewebepartien auch nur geringe Interzellularräume, restliches Perikarpgewebe dagegen parenchymatisch, große Interzellularen und lokalisierte Tüpfelung (Abb. 9 b und c). Exkretionskanäle offensichtlich fehlend, Gerbstoffe partiell reichlich abgelagert. Die am Rande scharfkantige Apikalplatte ohne Polsterzellen, dafür eine Schicht parenchymatischer, später schwach verholzter und getüpfelter Epidermiszellen mit relativ starker Kutikula, Radialwände der letzteren wesentlich kürzer als die Transversalwände; übrige Epidermiszellen des Perikarps von ähnlichen Ausmaßen wie die der Apikalplatte, jedoch mit charakteristischen, auf die äußeren Tangentialwände beschränkten, starken und getüpfelten Sekundärverdickungen (Einengung des Zellumens auf einen schmalen, basalen und getüpfelten Raum — Abb. 9 b bis c). Epidermiszellen stets ohne Schlauchhaare und mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden; Tüpfel der subepidermalen Zellen meist so breit wie die Radialwände. Pappus doppelt; Borsten des inneren basal keulig (Abb. 9 a) und wie die des äußeren in 6- bis 4zähligen Schrägzeilen angeordneten Pappusborsten mit abseitigem Parenchym. Elaiosome undifferenziert, interzellularenfrei, aus längsorientierten Parenchymzellen bestehend; Gewebe die Basis des adaxialen Karpells in Form eines hyalinen Saums überwallend und durch den adaxialen Dorsalmedianus in zwei Hälften geteilt (Abb. 9 d). Same mit Hilum basale; Funikularbündel in Höhe der Mikropyle vom medianen, die beiden Dorsalnerven verbindenden Basalgefäß abzweigend, S-förmig geknickt. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden und einem Index von 4,5.

Centaurea sect. **Centaurea** (= sect. *Centaurium* DC.), Abb. 11; Taf. 8, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 10

C. alpina L.

C. gontscharovii Iljin

C. pythiae Azn. et Bornm. und
C. ruthenica Lam.

Arten dieser Sektion im anatomischen Bau ihrer Achänen völlig übereinstimmend.

Perikarp fast durchweg aus Zellen mit schwach verdickten, aber nicht verholzten Zellwänden; Verholzungen nur in den 2—3 der Testa anliegenden Zellagen, im innen gelegenen Bereich des Krönchens und besonders stark an den Karpellbasen (Abb. 11); Perikarp bis auf den verholzten basalen Bereich mit verzweigtem Interzellularsystem (lokalisierte Tüpfelung). Exkretionskanäle fehlen, Gerbstoffeinschlüsse in der Perikarpepidermis besonders reichlich. Apikalplatte am Rande scharfkantig, horizontal orientiert, unterhalb derselben mit typischen, seitlichen Vorsprüngen (Querrunzeln) und ohne Polsterzellen, dafür eine Epidermis mit zur Oberfläche rechtwinklig orientierten Radialwänden; die meisten Epidermiszellen sekundär verdickt, aber nicht verholzt, an den Achänenflanken (ca. 40 μ lang und 10 μ breit) mit schräg stehenden Radialwänden, stets ohne Haare und bis auf die verholzten und getüpfelten Zellen des basalen Achänenviertels parenchymatisch. Karpellbasen im Längsschnitt leistenartig vorspringend, aus interzellularenfreiem, stark verholztem Gewebe bestehend. Pappus doppelt; alle Borsten mit abseitigem Parenchym, die des inneren einer extrem keuligen Basis aufsitzend. Die etwas zahnartigen Elaiosome undifferenziert, interzellularenreich, aus längsorientierten, parenchymatischen Zellen bestehend. Same mit Hilum caudatum (Taf. 10, Fig. 10; Abb. 11); Funikularstrang geradläufig, unterhalb der Mikropyle vom medianen, beide Dorsalnerven verbindenden Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis: Ihre Radialwände nur schwach zur Mikropyle geneigt, Index: 8—10.

Centaurea sect. **Pseudophaeopappus** Wagenitz, Abb. 15
C. antitauri Hay. (einzige Art der Sektion)

Da für die Untersuchungen nur Herbarmaterial zur Verfügung stand, konnten Merkmale, die sich auf parenchymatische Gewebe beziehen, nicht ermittelt werden.

Perikarp: Zellen nur wenig sekundär verdickt, aber relativ stark verholzt, Interzellularen mehr oder weniger groß, aber auf die Zellecken beschränkt; Zellen unterhalb der Polsterzellen (?) und die der Testaepidermis anliegenden Zellagen stärker verholzt (wie in der *Jacea*-Verwandtschaft!). Apikalplattenränder aufgerichtet (vgl. auch die Sektionen *Grossheimia, Chartolepis, Aetheopappus* und *Acrocentron*); basales Karpellgewebe stark verholzt, ohne Interzellularen. Exkretionskanäle und Gerbstoffe offensichtlich fehlend. Polsterzellen sicherlich einschichtig und parenchymatisch wie in der Sektion Jacea; Zellen der übrigen Perikarpepidermis mit schräggestellten Radialwänden, ohne apikale Vorwölbungen und Haare. Pappus doppelt; Borsten des inneren

einer keuligen Basis aufsitzend und wie des äußeren in 8- bis 6zähligen Schrägzeilen stehenden Pappus mit abseitigem Parenchym. Elaiosome wahrscheinlich fehlend. Same mit einem Hilum caudatum; Funikularbündel geradläufig, unterhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Zellen der Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 5,0.

Centaurea sect. **Chartolepis** (Cass.) DC., Abb. 16

C. glastifolia L. (= *Chartolepis glastifolia* [L.] Cass.), Typus-Art der Sektion.

Perikarp: Außerordentlich schwache Wandverdickungen und -verholzungen nur im apikalen und basalen Bereich des sonst parenchymatischen Perikarps; Interzellularsystem großlumig und verzweigt, eine lokalisierte Tüpfelung der Zellen bedingend; Exkretionskanäle fehlen; Gerbstoffe reichlich in der Epidermis und den subepidermalen Zellagen. Apikalplatte mit kantigem Rand, aufgerichtet und mit nur schwach entwickelten Polsterzellen; übrige Perikarpepidermis größtenteils (besonders die äußeren Tangentialwände) verholzt und getüpfelt, mit etwas geneigten Radialwänden, vereinzelt Schlauchhaare tragend. Pappus doppelt; alle Borsten mit zentralem Parenchym, die langgestreckten Zellen der Borstenunterseite jedoch weitlumig und weniger verholzt als auf der Oberseite; äußerer Pappus der Apikalplatte spitzwinklig inseriert; Borsten des inneren Pappus mit kleiner, keuliger Basis wie bei *C. macrocephala* — Abb. 17 b. Elaiosome klein und größtenteils von den Karpellrändern umschlossen, in peripheren, parenchymatischen, interzellularenlosen Gewebemantel und schwach verholzten, stark getüpfelten, wellig textierten Kern differenziert (Abb. 16). Same mit Hilum laterale, Funikularstrang einfach gekrümmt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden und einem Index von 2,3.

Centaurea sect. **Grossheimia** (Sosn. et Takht.) M. Dittr. **comb. et stat. nov.**[2]) (= *Grossheimia* Sosn. et Takht.), Abb. 17; Taf. 11, Fig. 4

C. macrocephala Muss.-Puschk.

C. polyphylla Ledeb. ex Nordm. (= *C. ossica* [C. Koch] Boiss.)

Bei *C. polyphylla* weniger stark verholztes Perikarp und schwächer ausgeprägter Elaiosomkern als bei *C. macrocephala*. Beide Arten in den übrigen Merkmalen übereinstimmend.

Perikarp mit relativ großem Interzellularsystem und dementsprechend lokalisierter Tüpfelung; Zellwände sekundär wenig verdickt (in der Perikarpbasis und den Epidermiszellen der Achänenflanken etwas stärker), aber fast überall verholzt; Exkretionskanäle rudimentär; Gerbstoffe besonders reich-

[2]) Vgl. S. 156.

lich bei *C. polyphylla*. Apikalplatte am Rande scharfkantig, aufgerichtet, mit zahlreichen Polsterzellen in einer Zellage; letztere mit rechtwinklig zur Oberfläche stehenden Radialwänden; Epidermiszellen der Achänenflanken besonders unter der Apikalplatte mit schräggestellten Querwänden aneinanderstoßend, vereinzelt Haare tragend, stark verholzt und getüpfelt (z. T. mit stark eingeengtem Lumen). Pappus doppelt; Borsten des inneren einer schwach keuligen, wenig verholzten Basis aufsitzend; Borsten des äußeren, spitzwinklig inserierten Pappus in ca. 4zähligen Schrägzeilen stehend und wie die des inneren mit abseitigem Parenchym. Elaiosome etwas zahnartig, an die der Sektion *Chartolepis* (auch etwas an die der Sektion *Acrocentron*) erinnernd; Elaiosomkern aus verholzten, getüpfelten, langgestreckten und schwach wellig textierten Zellen bestehend, zur Basis zahnartig auslaufend und wie der parenchymatische Elaiosommantel ohne Interzellularen. Same mit Hilum laterale; Funikulus trotz lateraler Abbruchstelle nicht gekrümmt, Funikularstrang oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend, im Mikropylarbereich etwas geknickt. Zellen der Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 2,6.

Centaurea sect. **Acrolophus** (Cass.) DC., Abb. 19

C. squarrosa Willd. (= *C. virgata* Lam. var. *squarrosa* [Willd.] Boiss.)

C. cf. *arenaria* M. Bieb. ex Willd.

C. stoebe L. ssp. *stoebe* (= *C. rhenana* Boreau)

Unterschiede im anatomischen Bau der Achäne, abgesehen von graduellen Verschiedenheiten in der Verholzung, bei den untersuchten Arten nicht feststellbar. Abweichungen bei *C. squarrosa* durch eindeutige, in anderen Sektionen gleichfalls zu beobachtende Reduktionserscheinungen.

Perikarp: Sekundärverdickungen und Verholzungen besonders in den Zellen unter den Polsterzellen und in den der Testa anliegenden ca. 2—3 Zellagen; restlicher Teil des oberen und lateralen Perikarpbereichs nur schwach sekundär verdickt; das ausgedehnte Interzellularsystem durch zunehmenden Verholzungsgrad schwindend, Interzellularen im Perikarp von *C. stoebe* ssp. *stoebe* auf die Zellecken beschränkt (zerstreute Tüpfelung); im Gegensatz zu anderen Sektionen dieses Verwandtschaftskreises (z. B. *Jacea*) eine auffallend geringe Mächtigkeit der Karpellbasen (höchstens 4 Zellagen — vgl. Abb. 19 a mit 18 a). Reichliche Gerbstoffablagerungen im Perikarp bis auf wenige Ausnahmen (z. B. *C. squarrosa*) typisch für die Sektion. Apikalplatte horizontal orientiert, am Rande scharfkantig, bei *C. squarrosa* etwas abgerundet, mit in die Apikalplatte eingesenkten Polsterzellen in einer Zellage und rechtwinklig zur Krönchenoberfläche orientierten Radialwänden; Polsterzellen von *C. squarrosa* wie oben beschrieben, ihre Zahl jedoch reduziert; laterale Epidermiszellen der Achänen stets verholzt, an den schwachen Vorwölbungen der apikalen Zellenden häufig Schlauchhaare tragend; sekundäre Wandverdickungen auf die äußeren Tangen-

tialwände beschränkt (typisch für diese Sektion — Abb. 19 b). Pappus doppelt; Borsten des inneren mit keulig gestauchter Basis wie in der Sektion *Jacea* (Abb. 18 b und Taf. 8, Fig. 2), bei *C. squarrosa* bis auf die keulige Basis reduziert; Borsten des äußeren Pappus in 3zähligen Schrägzeilen und wie die des inneren mit abseitigem Parenchym. Elaiosome wie in der Sektion *Jacea* abgerundet bis zahnartig, das interzellularenfreie Gewebe in einen peripheren Parenchymmantel und einen zentral gelegenen, wellig textierten Kern differenziert; letzterer aus getüpfelten Sklerenchymzellen bestehend. Elaiosom bei *C. squarrosa* klein und die Zahl der den Kern aufbauenden Zellen reduziert. Same mit Hilum laterale, Funikularbündel einfach gekrümmt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Radialwände der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, Index: 2,6 (*C. squarrosa*: 3,0).

Centaurea sect. **Phalolepis** (Cass.) DC.
C. deusta Ten. ssp. *concolor* (DC.) Hay.

Anatomischer Bau der Achäne in weitgehender Übereinstimmung mit dem der Sektion *Acrolophus* (vgl. Abb. 19 a und b). Abweichungen nur im Bau der Perikarpepidermis, bei *C. deusta* ssp. *concolor* sowohl die Tangential- als auch die Radialwände gleichmäßig verdickt und verholzt. Exkretionskanäle fehlen, Gerbstoffe nur in geringen Mengen abgelagert. Elaiosome ebenfalls wie in der Sektion *Acrolophus*, ihre Kerne jedoch bis auf wenige Zellen in der unteren Hälfte des Elaisoms reduziert. Testaindex: 2,6.

Centaurea sect. **Jacea** DC. s. str., Abb. 18; Taf. 8, Fig. 2 und 3; Taf. 11, Fig. 11—13
C. nigra L. ssp. *nigra*
C. nigra L. ssp. *nemoralis* (Jord.) Gugler
C. nigra L. ssp. *rivularis* Brot.
C. nigrescens Willd.
C. jacea L.

Die Vertreter dieser Sektion in den anatomischen Fruchtmerkmalen übereinstimmend, jedoch mit deutlichen Reduktionstendenzen (Zunahme des Verholzungsgrades, Reduktion des Exkretionssystems, des Pappus, der Polsterzellen sowie eine allmählich zunehmende Neigung zur Verholzung der letzteren). Richtung der Tendenzen in der oben aufgeführten Reihenfolge der Arten.

Zellen des Perikarps durchweg verdickt und verholzt, jedoch, wie oben angegeben, mit steigendem Verholzungsgrad; *C. nigra* ssp. *nigra* noch mit zwei weniger verdickten und verholzten subepidermalen Zellagen (besonders im apikalen und lateralen Bereich des Perikarps), die Unterart *rivularis* dagegen mit gleichmäßig verdicktem und verholztem Perikarp; Interzellularsystem verzweigt, eine mehr oder weniger lokalisierte Tüpfelung bedingend. Gerbstoffeinlagerungen gering; Exkretionskanäle nur bei *C. jacea* fehlend;

Apikalplatte horizontal orientiert und am Rande mehr oder weniger scharfkantig. Polsterzellen einschichtig, in das Krönchen eingesenkt, mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden (Taf. 8, Fig. 2), Polsterzellen bei *C. jacea* nach der Reife mit schwachen, später verholzenden und getüpfelten Sekundärablagerungen, aber mit funktionsfähigem Protoplasten (Taf. 8, Fig. 3). Laterale Perikarpepidermis aus langgestreckten, basalwärts sich nur unwesentlich verkürzenden, verholzten und getüpfelten Zellen mit schräg orientierten Radialwänden bestehend, häufig Schlauchhaare tragend. Pappus doppelt; sämtliche Borsten unterseits aus langgestreckten Parenchym- und oberseits aus ebensolchen Sklerenchymzellen bestehend; Borsten des inneren stets mit gestaucht-keuliger Basis. Pappus in dieser Sektion einer starken, vom äußeren zum inneren und von der adaxialen zur abaxialen Seite gerichteten Reduktion unterliegend: *C. nigra* mit noch allseitig gut entwickeltem, doppeltem Pappus, Borsten jedoch nur bis 0,5 mm lang, der äußere in 2zähligen Schrägzeilen angeordnet (Abb. 18 b). Bei *C. nigrescens* äußerer Pappus auf der adaxialen Seite meist vollständig reduziert (selten winzige Zähnchen) und vom inneren nur die keulige Basis persistierend; abaxiale Borsten des inneren Pappus kurz und basal keulig, die des äußeren Pappus in 2zähligen Schrägzeilen (äußere Borsten jedoch zahnförmig-rudimentär — Abb. 18 c_1 und c_2). Bei *C. jacea* äußerer Pappus vollständig und der innere bis auf die keulige Basis (diese häufig bis auf eine Gruppe stark verholzter Zellen) reduziert (Abb. 18 d; Taf. 8, Fig. 3 — vgl. auch Taf. 11, Fig. 11—13). Elaiosome in parenchymatischen Gewebemantel und verholzten Kern differenziert, die langgestreckten, verholzten und getüpfelten Sklerenchymzellen des Kerns wellig textiert und basalwärts zahnartig auslaufend; Zahl der verholzten Kernzellen bei *C. jacea* bis auf wenige reduziert und mehr oder weniger längsorientiert; Elaiosomgewebe ohne Interzellularen, nur wenig aus der Ansatzstelle hervorragend (Abb. 18 a). Same mit Hilum laterale; Funikularbündel einfach gekrümmt, im Bereich der Mikropyle wenig gewellt und oberhalb von ihr vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 2,5 (3,4 bei *C. jacea*).

Centaurea sect. **Lepteranthus** DC., Abb. 20
C. uniflora Turra
C. phrygia L. ssp. *phrygia*
C. alutacea Dobr.
C. nervosa Willd.
C. trichocephala M. Bieb. ex Willd.

Achänen dieser Sektion im anatomischen Bau (auch im morphologischen) einheitlich, jedoch schwer von denen der Sektion *Jacea* s. str. zu trennen. *C. trichocephala* in einigen anatomischen Merkmalen von den übrigen untersuchten Arten abweichend.

Perikarp: Zellen mit stark verdickten und verholzten Wänden und durch weiträumiges Interzellularsystem mit lokalisierter Tüpfelung. Exkretionskanäle meist gut entwickelt, bei *C. uniflora* stark rudimentär und bei *C. trichocephala* völlig fehlend, Gerbstoffe bei letzteren beiden Arten fehlend, sonst, wenn auch in geringen Mengen, in den subepidermalen Perikarpzellen vorhanden. Apikalplatte horizontal orientiert, Rand des Krönchens spitzwinklig. Die relativ zahlreichen (10—12), in einer Zellage angeordneten und in die Apikalplatte eingesenkten Polsterzellen mit rechtwinklig zur Oberfläche ausgerichteten Radialwänden und damit denen von *C. nigra* (Abb. 18 a) ähnlich; Polsterzellen von *C. trichocephala* der Apikalplatte mehr oder weniger aufliegend (Abb. 20 a). Die sich zur Basis der Achäne nur wenig verkürzenden Epidermiszellen der Achänenflanken mit stark verdickten und verholzten Wänden (Zellumen meist nur als schmaler getüpfelter Spalt erkennbar), mit schräggestellten Querwänden und wie in der Sektion *Jacea* s. str. auf den wenig vorgewölbten, apikalen Zellenden häufig Schlauchhaare tragend. Pappus doppelt; Borsten des inneren mit gestaucht-keuliger Basis (wie bei *C. nigra*), die des äußeren in 4- bis 2zähligen Schrägzeilen angeordnet und wie die Borsten des inneren Pappus mit abseitigem Parenchym, Parenchymzellen langgestreckt wie die die Borstenoberseite aufbauenden Sklerenchymzellen. Elaiosome denen der Sektion *Jacea* gleichend; Elaiosomkern von *C. uniflora* mehr oder weniger längstextiert, wie bei *C. jacea* aus wenigen länglichen und getüpfelten Zellen bestehend. Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt und im Mikropylarbereich schwach gewellt. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 2,5—3,5.

Centaurea sect. **Melanoloma** (Cass.) DC., Abb. 21
C. involucrata Desf.
C. pullata L.

Perikarp: Alle Zellen gleichmäßig stark verdickt und verholzt, Tüpfelung zerstreut, Interzellularen nur an den Zellecken. Exkretionskanäle sowie Gerbstoffe fehlen. Rand der horizontal orientierten Apikalplatte kantig. Polsterzellen einschichtig, durch relativ lange, rechtwinklig zur Oberfläche orientierte Radialwände der Apikalplatte mehr oder weniger aufgelagert (Abb. 21 b). Übrige Epidermiszellen mit schräggestellten Querwänden aneinanderstoßend, mit schwach vorgewölbten, häufig Schlauchhaare tragenden apikalen Zellenden; Zellumen auf Grund starker Sekundärablagerungen und Verholzungen meist nicht mehr nachweisbar; Epidermiszellen zur Achänenbasis hin sich kaum verkürzend und selten Haare tragend. Pappus doppelt; Borsten des inneren mit extrem keuliger Basis; auch die Borsten des äußeren Pappus mit abseitigem Parenchym (Abb. 21 a). Elaiosome dem Prinzip nach wie bei den *Lepteranthus*-Arten in einen parenchymatischen, peripheren Gewebemantel und einen wellig textierten, verholzten und getüpfelten Kern

differenziert; letzterer basalwärts zapfenartig ausgezogen (bei *C. pullata* weniger stark), die zahnförmige Gestalt des Elaiosoms bedingend (Abb. 21 a); Gewebe ohne Interzellularen. Same mit Hilum laterale; Funikularbündel etwa in Höhe der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Zellen der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, Index bei *C. involucrata* 2,2 und bei *C. pullata* 3,2.

Centaurea sect. **Seridia** (Juss.) DC., Abb. 22; Taf. 11, Fig. 14
C. sphaerocephala L.
C. seridis L. s. l.
C. lusitanica Boiss. et Reut.
C. aspera L.
C. polyacantha Willd.

Untersuchte Arten im anatomischen Bau ihrer Früchte völlig einheitlich, nur die von *C. polyacantha* mit Reduktionserscheinungen wie in ähnlicher Weise in anderen Sektionen (z. B. *Jacea, Cyanus, Calcitrapa*) ebenfalls zu beobachten.

Perikarp aus äußerst stark verdickten und verholzten Zellen mit zerstreuter Tüpfelung (Interzellularen nur an den Zellecken). Rand der mehr oder weniger horizontal orientierten Apikalplatte scharfkantig (außer bei *C. polyacantha* — Abb. 22 b). Polsterzellen der Apikalplatte in Form und Beschaffenheit denen der Sektion *Jacea* i. w. S. entsprechend, nur bei *C. polyacantha* stark reduziert (vgl. Abb. 22 b). Die übrige Epidermis stark verholzt (Zellumen auf die Tüpfelkanäle eingeengt), vereinzelt mit Schlauchhaaren auf den apikalen, wenig vorgewölbten Zellenden; Querwände der Epidermiszellen schräg orientiert. Exkretionskanäle fehlen; Gerbstoffe im Perikarp nur stellenweise abgelagert, die Tigerung desselben bedingend. Pappus doppelt; sämtliche Borsten mit abseitigem Parenchym; die des inneren extrem keuligen Basen aufgesetzt, und die des äußeren in 5- bis 4zähligen Schrägzeilen der Apikalplatte inseriert. Pappus von *C. polyacantha* bis auf ein zahnartiges Rudiment der keuligen Basis des inneren Pappus und eine unter diesem gelegene Gruppe isodiametrischer, stark verdickter und verholzter Zellen zurückgebildet (Abb. 22 b). Elaiosome wie in den Sektionen *Lepteranthus* und *Melanoloma* ohne Interzellularen, in einen parenchymatischen Gewebemantel und einen nach unten zahnartig auslaufenden Kern differenziert; Zellen des Kerns verholzt, getüpfelt, langgestreckt und wellig textiert. Same ein Hilum laterale bildend; Funikularstrang einfach gekrümmt, in Höhe der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend und im Mikropylarbereich wenig geknickt. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 3,2 (bei *C. polyacantha*: 5,3).

Centaurea sect. **Mesocentron** (Cass.) DC. und
sect. **Hymenocentron** (Cass.) DC., Abb. 23, 24 u. 25; Taf. 11, Fig. 15—16
C. melitensis L.

C. diluta Ait. ssp. *diluta*
C. solstitialis L.
C. algeriensis (Coss. et Maire) Maire — Material aus Herb. mus. berol.

C. eriophora L.
C. sulphurea Willd.
C. maroccana Ball — Material aus dem Herb. mus. berol.

Perikarp: Zellen in den der Testa anliegenden 2—3 Zellagen, unter den Polsterzellen und der Perikarpbasis mit starken sekundären Wandablagerungen und -verholzungen, die der subepidermalen Zellagen mehr oder weniger unverdickt und nur wenig verholzt. Tüpfelung im verholzten Perikarpbereich wegen der kleinen Interzellularräume zerstreut (Tüpfeldurchmesser nur ein Bruchteil der Querwandlänge) und im weniger verholzten Bereich auf Grund der großlumigen Interzellularen mehr oder weniger lokalisiert (Tüpfel groß). Bemerkenswert starke Förderung des abaxialen Karpells, bzw. dessen Basis, die extrem seitliche, für diesen Verwandtschaftskreis typische Abbruchstelle der Achäne bedingend (Abb. 24 a und 25 a). Exkretionskanäle fehlen. Gerbstoffe nur bei *C. melitensis* und *C. eriophora* reichlich vorhanden, bei den übrigen nur in geringen Mengen oder ganz fehlend (z. B. bei *C. solstitialis* und *C. sulphurea*). Entsprechend der oben gegebenen Aufstellung deutliche Zweiteilung der Artengruppe nach der Ausbildung der Polsterzellen:

1. Z. B. bei *C. diluta* und *C. melitensis* Polsterzellen in einer in das Krönchen mehr oder weniger eingesenkten Zellage, Radialwände rechtwinklig zur Oberfläche der Apikalplatte orientiert, bei *C. melitensis* bis zu 55 µ und die Tangentialwände ca. 20 µ lang; bei *C. diluta* und *C. solstitialis* Radialwände bis zu 70 µ und die Tangentialwände ca. 30 µ lang (Abb. 25 a).

2. Bei *C. eriophora*, *C. sulphurea* und *C. maroccana* dünnwandige Polsterzellen in zweischichtiger Zellage der Apikalplatte aufgelagert (Abb. 23 und 24); Radialwände ebenfalls zur Oberfläche rechtwinklig orientiert, im Durchschnitt 100 µ und die Tangentialwände nur ca. 20 µ lang.

Ausprägung der Epidermis an den Achänenflanken für beide Gruppen typisch (bei der 2. Gruppe am stärksten): Zellen mit schräggestellten Querwänden und apikalen, schuppenartig vorgewölbten Zellenden, der Epidermis ihr schindelartiges Aussehen verleihend; häufig Haare tragend (Abb. 24 b und 25). Pappus doppelt; Borsten des inneren mit langgestreckt-keuliger Basis, über dem Diskus zusammenneigend; Borsten des äußeren Pappus in 6- bis 4zähligen Schrägzeilen der Apikalplatte inseriert und wie die des inneren Pappus mit abseitigem Parenchym (Abb. 25 b). Elaiosome bei allen untersuchten Arten entwickelt, stets ohne Interzellularen, mit Tendenz zur Reduktion besonders der Elaiosomkerne: Elaiosom von *C. melitensis* in mehrschichtigen Parenchymmantel und zentralen Kern differenziert; Zellen des Kerns langgestreckt, verholzt und getüpfelt, ein noch etwas gewelltes Gewebe bildend; Elaiosomkern bei *C. diluta* und *C. eriophora* auf wenige, verholzte, getüpfelte,

basal gelegene Zellen reduziert; bei den restlichen der untersuchten Arten lediglich der parenchymatische Anteil des Elaiosoms persistierend (Abb. 25 a und 24 a). Same mit deutlichem Hilum laterale und einem für diesen Verwandtschaftskreis typischen, stark gekrümmten Funikulus; Funikularbündel oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend (bei *C. melitensis* im Mikropylarbereich wie in der Sektion *Lepteranthus* etwas geknickt). Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden; Index: In der ersten Gruppe 2,6 und in der zweiten 3,6.

Centaurea sect. **Cynaroides** Boiss. ex Walp., Abb. 26
C. kurdica Reichardt

Perikarp: Zellen einer ca. zwei Zellagen starken Schicht unter der Apikalplatte, die der Testa anliegenden 2—3 Zellagen und die Perikarpbasis mit kleinen, zerstreut angeordneten Tüpfeln (Interzellularen höchstens an den Zellecken) und stark verdickten und verholzten Zellwänden; restliches Perikarpgewebe mit nur wenig verdickten, aber gleichmäßig verholzten Zellwänden und großen Tüpfeln. Exkretionskanäle fehlen; Gerbstoffe nur in geringen Mengen nachweisbar. Polsterzellen in zwei Zellagen der horizontal orientierten, am Rande kantigen Apikalplatte aufgelagert, ihre nur 40—50 µ langen, im rechten Winkel zur Apikalplatte ausgerichteten Radialwände von fast gleicher Länge (Abb. 26 b). Die ca. 60 µ langen, zur Basis der Achäne hin sich nur unwesentlich verkürzenden Zellen der lateralen Perikarpepidermis mit wenig schrägstehenden Querwänden aneinanderstoßend, vereinzelt mit Schlauchhaaren auf den schwach vorgewölbten, apikalen Zellenden; Lumen der verholzten und getüpfelten Zellen stets stark eingeengt. Pappus doppelt; sämtliche Borsten in Bau und Gestalt wie in den Sektionen *Mesocentron, Hymenocentron* (Abb. 25 b), *Calcitrapa* und *Microlophus*, Borsten des äußeren Pappus jedoch in mindestens 12zähligen Schrägzeilen. Elaiosome fehlen; Ablösung der Achänen mittels eines interzellularenreichen Sternparenchyms. Same mit Hilum laterale und stark gekrümmtem Funikulus (wie z. B. in den Sektionen *Mesocentron, Calcitrapa* und *Microlophus*); Funikularbündel einfach gekrümmt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden; Index: 6,0.

Centaurea sect. **Microlophus** (Cass.) DC., Abb. 27
C. behen L. (Typus-Art der Sektion)

Perikarp in seiner Ausprägung (sekundäre Wandverdickungen und Verholzungsgrad) wie in den Sektionen *Mesocentron, Cynaroides* und *Calcitrapa* (vgl. Abb. 27 a mit 26 a). Interzellularen auf die Zellecken beschränkt, Tüpfelung zerstreut. Exkretionskanäle nicht mehr entwickelt; Gerbstoffe in geringen Mengen und unregelmäßig im Perikarp abgelagert (Streifung der Achänen), Apikalplatte horizontal orientiert, am Rande nicht abgerundet, mit

in einer Zellage angeordneten Polsterzellen (Abb. 27 b); ihre relativ kurzen Radialwände (ca. 25 µ) rechtwinklig zur Oberfläche orientiert. Die übrigen, stark verdickten und verholzten Epidermiszellen mit schrägstehenden Radialwänden und vereinzelt auf den nicht vorgewölbten, apikalen Zellenden Schlauchhaare tragend. Pappus doppelt; Borsten des äußeren in ca. 5zähligen Schrägzeilen, Borsten des inneren mit gestreckt-keuliger Basis und in Form und Größe an die oben angeführten Sippen erinnernd; sämtliche Borsten mit abseitigem Parenchym. Elaiosome abgerundet, kaum über die Karpellbasen hinausragend, zum größten Teil aus plasmareichen, isodiametrischen Parenchymzellen gebildet. Elaiosomkern wie in der Sektion *Hymenocentron* auf 1—3 verholzte und getüpfelte Zellen reduziert (Abb. 27 a und c). Same mit einem für diesen Verwandtschaftskreis typischen, extremen Hilum laterale und stark gekrümmten Funikulus und oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigenden Funikularbündel. Zellen der Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 3,6.

Centaurea sect. **Calcitrapa** DC., Abb. 28 und 29; Taf. 9, Fig. 6; Taf. 11, Fig. 17 a—c

C. iberica Trev. ex Spr.

C. calcitrapa L.

Im anatomischen Bau ihrer Achänen ohne prinzipielle Unterschiede; bei letzterer Art Reduktionstendenzen, vor allem den Pappus- und Apikalplattenbereich betreffend.

Perikarp: Die der Testa anliegenden 2—3 Zellagen, die Apikalplatte, der basale Perikarpbereich und die Epidermis aus stark verdickten und verholzten Zellen bestehend; Zellen des peripheren Perikarpbereichs zwar ebenfalls mit verdickten, aber unverholzten Zellwänden und wie z. B. in den Sektionen *Mesocentron* und *Hymenocentron* mit sehr großen Tüpfeln (Abb. 28 b). Tüpfelung der unverholzten Zellen wegen des weitverzweigten Interzellularsystems lokalisiert, Interzellularen im oberen und basalen Bereich des Perikarps auf die Zellecken beschränkt. Exkretionskanäle fehlen; Gerbstoffe besonders bei *C. iberica* reichlich (bei *C. calcitrapa* nur in geringen Mengen abgelagert), die Tigerung der Früchte verursachend. Apikalplatte mehr oder weniger horizontal orientiert und am Rande kantig (bei *C. calcitrapa* wie bei abgeleiteten Arten anderer Sektionen, z. B. *Jacea* s. str., *Seridia*, *Cyanus* am Rande etwas abgerundet). Polsterzellen stets gut entwickelt, in ihrer Beschaffenheit denen der Sektion *Jacea* s. l. entsprechend, also in einer Zellage in das Perikarp eingesenkt, mit rechtwinklig orientierten Radialwänden; Zahl der Polsterzellen bei *C. calcitrapa* reduziert (Abb. 28 a). Die apikalen, zuweilen Haare tragenden Zellenden der übrigen Epidermiszellen wenig vorgewölbt, Radialwände der letzteren schräg aneinandergrenzend; Lumen der Epidermiszellen stark eingeengt und getüpfelt (Abb. 28 b). Ein basaler Haarkranz fehlt.

Pappus doppelt. Borsten des äußeren in ca. 3zähligen Schrägzeilen stehend und wie die des inneren mit abseitigem Parenchym; Borsten des inneren Pappus einer gestreckt-keuligen Basis (wie z. B. in der Sektion *Hymenocentron* in Abb. 25 b) aufsitzend. Pappus von *C. calcitrapa* stark reduziert; äußerer meist völlig unterdrückt, beim inneren Übergänge von normal entwickelten Borsten mit keuliger Basis bis zu Reduktionsformen von zahnartiger Gestalt (Abb. 28 a; Taf. 11, Fig. 17 a—c). Elaiosome abgerundet und entsprechend der engen Abbruchstelle der Achäne klein, das interzellularenfreie Gewebe nur aus isodiametrischen Parenchymzellen bestehend; ein Kern fehlt (Taf. 9, Fig. 6). Same mit Hilum laterale; Funikularbündel einfach gekrümmt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 3,0—3,3.

Centaurea sect. **Ptosimopappus** (Boiss.) O. Hoffm., Abb. 31; Taf. 11, Fig. 6

C. ptosimopappa Hay. (= *Ptosimopappus bracteatus* Boiss.)

Perikarp äußerst stark und gleichmäßig verdickt und verholzt, Interzellularen nur an den Zellecken (zerstreute Tüpfelung). Zwischen der Perikarpepidermis und den vier Hauptvertikalgefäßen gut entwickelte Exkretionskanäle; Gerbstoffe in geringen Mengen im Perikarp vorhanden. Apikales Ende der Achäne abgerundet. Die die Apikalplatte bedeckenden Epidermiszellen bis auf ca. zwei parenchymatische Zellen (sicherlich der Rest der Polsterzellen) stark verdickt und verholzt, Zellumen auf die Tüpfelkanäle und eine basale Höhlung eingeengt (Abb. 31 c). Die übrigen Epidermiszellen langgestreckt, mit schräg stehenden Querwänden, ebenfalls stark verholzt und getüpfelt, sich zur Basis hin kaum verkürzend; Schlauchhaare fehlen. Pappus doppelt; Borsten des inneren bis auf die keulige Basis reduziert (Abb. 31 b), letztere mit abseitigem Parenchym; Borsten des äußeren Pappus an ihrer Basis aus langgestreckten Parenchymzellen und spitzenwärts aus ebensolchen Sklerenchymzellen bestehend. Elaiosome in einen wellig textierten Kern und einen diesen umgebenden, parenchymatischen Gewebemantel differenziert; Zellen des Kerns langgestreckt, mit wenig verdickten, aber verholzten und getüpfelten Zellwänden. Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Radialwände der Testaepidermis wenig zur Mikropyle geneigt, Index: 5,2.

Centaurea sect. **Aetheopappus** (Cass.) O. Hoffm., Abb. 3; Taf. 8, Fig. 6; Taf. 10, Fig. 1 und 5; Taf. 11, Fig. 3

C. pulcherrima (Willd.) Cass. s. l. (*Aetheopappus caucasicus* Sosn.?).

Perikarp: Grad der Wandverdickungen und -verholzungen außerordentlich gering. Zellen mit stark verdickten und verholzten Wänden auf die Perikarpbasis und die Epidermis beschränkt; sekundäre Wandveränderungen

im apikalen Bereich des Perikarps gering und im mittleren fehlend. Tüpfelung der Zellen durch große Interzellulargänge lokalisiert. Zwischen der Epidermis und den vier Vertikalgefäßen gut entwickelte Exkretionskanäle (Taf. 10, Fig. 1). Apikalplatte am Rande aufgerichtet und spitzwinklig ausgezogen (Taf. 8, Fig. 6), mit in einer Zellage angeordneten Polsterzellen; letztere mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden. Vom Stylus bis fast zur Mitte der Polsterzellage eine 2- bis 3schichtige parenchymatische Hypodermis. Die sich zur Basis hin wenig verkürzenden, mit schräg gestellten Radialwänden aneinanderstoßenden Epidermiszellen stark verholzt und getüpfelt und auf ihren apikalen Zellenden selten Haare tragend; wie die subepidermalen Perikarpzellen mit Gerbstoffablagerungen (Taf. 10, Fig. 5). Pappus doppelt; sämtliche Borsten mit zentralem Parenchym und die des äußeren zusätzlich mit schwach verholzten, abseitigen Zellen. Borsten des inneren Pappus so lang wie die längsten des äußeren, jedoch mit schwach keuliger Basis (Abb. 3 b; Taf. 8, Fig. 6). Elaiosom fehlt; Ablösung der Achänen mittels eines Sternparenchyms wie bei *C. bella* (Taf. 9, Fig. 1). Same mit deutlichem Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt und im Bereich der Mikropyle wenig geknickt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Radialwände der Testaepidermis zur Mikropyle geneigt, Index: 2,0.

Centaurea sect. **Hyalinella** Tzvelev, Abb. 30; Taf. 9, Fig. 1
C. bella Trautv.
C. cf. *adjarica* Alb. (= *C. koenigii* Sosn.)

Perikarp: Verholzung der Zellen im mittleren Perikarpbereich auf die Epidermis beschränkt, im apikalen und basalen Bereich dagegen mit stark verdickten und verholzten Zellwänden (Abb. 30 a). Tüpfelung der Zellen wegen des verzweigten Interzellularsystems lokalisiert. Über den vier Vertikalgefäßen großlumige Exkretionskanäle; Gerbstoffe nur in geringen Mengen abgelagert. Apikalplatte horizontal orientiert, am Rande kantig, von relativ zahlreichen, in einer Zellage angeordneten Polsterzellen mit rechtwinklig zur Oberfläche stehenden Radialwänden abgeschlossen. Zellen der lateralen Epidermis verholzt und getüpfelt, mit schrägen Querwänden aneinanderstoßend; auf den apikalen Zellenden vereinzelt Schlauchhaare tragend; die etwa 90 µ langen und 15 µ breiten Epidermiszellen an der Perikarpbasis nur unwesentlich kürzer und ohne Haare. Pappus doppelt; sämtliche Borsten mit abseitigem Parenchym, die des inneren mit keuliger Basis und nur noch halb so lang wie die längsten (innersten) des äußeren Pappus. Elaiosom fehlt; Abbruchstelle der Achäne mit Sternparenchym (Taf. 9, Fig. 1). Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, im Bereich der Mikropyle etwas geknickt, oberhalb derselben vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit stark zur Mikropyle geneigten Radialwänden; Index 2,0.

Centaurea sect. **Heterolophus** (Cass.) M. Dittr. **stat. nov.**[3]), Abb. 32
C. marschalliana Spreng. s. l. (*C. sumensis* Kalen.?)
C. sibirica L.

Perikarp: Alle Zellen mit relativ stark verdickten, gleichmäßig verholzten und wegen der großen Interzellularräume lokalisiert getüpfelten Wänden. Exkretionskanäle gut entwickelt; Gerbstoffe nur in geringen Mengen nachweisbar. Apikalplatte horizontal orientiert, am Rande kantig und von einer Zellage gut entwickelter Polsterzellen mit senkrecht zur Oberfläche stehenden Radialwänden abgeschlossen (Abb. 32 b). Epidermiszellen der Achänenflanken basalwärts sich nur unwesentlich verkürzend, mit schräggestellten Querwänden aneinanderstoßend, vereinzelt Schlauchhaare auf den apikalen, wenig vorgewölbten Zellenden tragend. Pappus doppelt; Borsten des inneren einer keuligen Basis aufsitzend (Abb. 32 c) und wie die spitzwinklig der Apikalplatte inserierten Borsten des äußeren mit abseitigem Parenchym. Elaiosome groß, zahnartig; ihr längstextiertes, interzellularenhaltiges Gewebe aus langgestreckten, wenig verdickten und nie verholzten Parenchymzellen bestehend (Abb. 32 a:, vgl. auch Taf. 9, Fig. 2). Same mit deutlichem Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, in Höhe der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden; Index: 3,2.

Centaurea sect. **Psephellus** (Cass.) DC., Abb. 33; Taf. 8, Fig. 9; Taf. 9, Fig. 2; Taf. 11, Fig. 5
C. barbeyi (Alb.) Sosn.
C. dealbata Willd.
C. cf. *exsurgens* Sosn.

Zellen des Perikarps mit gleichmäßig stark verdickten und verholzten Zellwänden; Tüpfelung der letzteren wegen der äußerst kleinen Interzellularen zerstreut. Exkretionskanäle über den vier Vertikalgefäßen des Perikarps; Gerbstoffe fehlen. Polsterzellen auf der am Rande abgerundeten Apikalplatte mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden; letztere nur wenig länger als die Tangentialwände (Taf. 8, Fig. 9). Die sich basalwärts anschließenden Epidermiszellen stark verholzt und getüpfelt, mit quergestellten Radialwänden aneinanderstoßend, den apikalen, wenig vorgewölbten Zellenden vereinzelt Schlauchhaare aufsitzend; Epidermiszellen basalwärts nur unwesentlich kürzer und ebenfalls nur vereinzelt Haare tragend. Pappus doppelt; Borsten des inneren nur im unteren Drittel nicht aus verholzten Zellen bestehend, einer schwach keuligen, zum Teil parenchymatischen Basis aufsitzend; Borsten des äußeren Pappus in nur 2- bis 1zähligen Schrägzeilen, im unteren Drittel ebenfalls parenchymatisch (Pappus deswegen hinfällig! —

[3]) Vgl. S. 156.

Abb. 33 b). Elaiosome groß und zahnförmig, aus langgestreckten, in Richtung der Achänenachse verlaufenden Parenchymzellen bestehend; die im Zentrum des Elaiosoms gelegenen Zellen allein mit etwas verdickten, aber nicht lignifizierten Zellwänden. Interzellularen vorhanden (Taf. 9, Fig. 2). Same an der Basis mit einem Hilum laterale. Funikularbündel einfach gekrümmt, in Höhe der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 3,2—3,9.

Centaurea sect. **Cyanus** DC., Abb. 34—37; Taf. 9, Fig. 3 und 4; Taf. 10, Fig. 8 und 9; Taf. 11, Fig. 7—8

1. Perennes Boiss.
   C. montana L.
   C. mollis Waldst. et Kit. (Hüllblattanhängsel mit bräunlichem Saum)
   C. triumfettii All.
   C. cheiranthifolia Willd. (= *C. ochroleuca* Willd.)
2. Annuae Boiss.
   C. depressa M. Bieb.
   C. cyanoides Berg. et Wahl.
   C. cyanus L.

1. Perennes Boiss.

Sämtliche Zellen des Perikarps mit gleichmäßig verdickten und verholzten Wänden; Tüpfelung wegen der kleinen, auf die Zellecken beschränkten Interzellularen zerstreut. Exkretionskanäle über den vier Vertikalgefäßen gut entwickelt. Gerbstoffe fehlen. In die am Rande abgerundete Apikalplatte 10—12, in einer Lage angeordnete Polsterzellen eingesenkt; ihre Radialwände ca. 25 µ lang, rechtwinklig zur Apikalplatte stehend; Tangentialwände bis zu 18 µ lang. Radialwände der Polsterzellen bei *C. triumfettii* bis zu 50 µ lang (Abb. 37 a–b). Bei *C. cheiranthifolia* mindestens 30 Polsterzellen mit bis zu 100 µ langen, ebenfalls rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Radialwänden; etwa ein Drittel der Zellen mit vollkommen unregelmäßig eingezogenen Tangentialwänden (Abb. 37 c). Die übrigen Epidermiszellen denen der *Annuae* gleichend (s. S. 101). Pappus doppelt; Borsten des äußeren in 3- bis 2zähligen Schrägzeilen der Apikalplatte inseriert, häufig mit Reduktion (bzw. Ausbleiben) der Verholzung im unteren Drittel der Borsten (Hinfälligkeit derselben zur Reifezeit der Früchte!) und wie die des inneren Pappus mit abseitigem Parenchym. Reduktive Tendenzen am inneren Pappus: Borsten bei *C. montana* und besonders bei *C. cheiranthifolia* einer keuligen Basis aufsitzend (Abb. 35 und 36), die schwach keulige Borstenbasis bei *C. mollis* nur noch aus wenigen verholzten Zellen gebildet. Borsten des inneren Pappus bei *C. triumfettii* bis auf wenige verholzte Zellen reduziert. Elaiosome zahnförmig (Taf. 9, Fig. 3; Abb. 36), das interzellularenfreie Gewebe in einen wellig textierten, aus langgestreckten, wenig verdickten, aber verholzten und getüpfelten Zellen

bestehenden Kern und einen aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen aufgebauten Parenchymmantel differenziert. Grenze zwischen Elaiosommantel und -kern noch unscharf. Zellen des Kerns bei *C. cheiranthifolia* nicht verholzt. Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, in typischer Weise weit oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalbündel abzweigend. Zellen der Testaepidermis nur schwach zur Mikropyle geneigt, Index: 5,0—5,5 (bei *C. triumfettii*: 6,2) (Taf. 10, Fig. 8 und 9).

2. Annuae Boiss.

Perikarp: Beschaffenheit der Zellen (Verholzungsgrad und Tüpfelung) wie bei den *Perennes*. Exkretionskanäle völlig reduziert, Gerbstoffe fehlen. Polsterzellen mit für diese Sippe typischen, zum Stylus geneigten Radialwänden in die horizontal orientierte, am Rande kantige Apikalplatte eingesenkt (Abb. 37 d); apikaler Perikarpbereich von *C. cyanoides* (Abb. 37 e) durch Reduktion stark vereinfacht: Apikalplatte am Rande abgerundet, von ca. 8 stark verholzten und 1—2 parenchymatischen, neben der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre gelegenen Epidermiszellen abgeschlossen. Die übrigen Epidermiszellen mit sekundär stark verdickten, getüpfelten und verholzten Zellwänden, mit quergestellten Radialwänden aneinanderstoßend; ihre apikalen, nicht vorgewölbten Zellenden vereinzelt Schlauchhaare tragend. Epidermiszellen an der Perikarpbasis bis auf 25 µ verkürzt und jede mit einer haartragenden Papille (Haare bis zu 1 mm lang — Abb. 34); alle Arten der Sektion mit dem so gebildeten, die Abbruchstelle der Achäne umstehenden Haarkranz (vgl. auch Taf. 11, Fig. 7 u. 8). Pappus doppelt; Borsten des äußeren in ca. 5zähligen Schrägzeilen stehend, und wie die des inneren mit abseitigem Parenchym; Borsten des inneren Pappus einer extrem keuligen Basis aufsitzend (Abb. 35 a). Pappus von *C. cyanoides* völlig reduziert. Elaiosome von elliptischer Gestalt, das interzellularenfreie Gewebe in einen peripheren, aus isodiametrischen Zellen bestehenden Parenchymmantel und einen Elaiosomkern differenziert. Zellen des Kerns langgestreckt, wellig angeordnet, wenig verdickt, aber verholzt und getüpfelt. Das zahnartige Elaiosom von *C. cyanoides* im anatomischen Bau dem der mehrjährigen Arten entsprechend. Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, weit oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Zellen der Testaepidermis rechtwinklig zur Samenoberfläche orientiert, Index: 6,0—6,7.

Centaurea sect. **Acrocentron** (Cass.) DC., Abb. 38—40
C. atropurpurea Waldst. et Kit.
C. dichroantha Kern.
C. scabiosa L.
C. alpestris Hegetschw. (= *scabiosa* L. ssp.)
C. salonitana Vis.
C. rupestris L.
C. kotschyana Heuff.

Perikarp: Zellen mit gleichmäßig stark verdickten und verholzten Zellwänden; Tüpfelung wegen des reich verzweigten Interzellularsystems lokalisiert. Exkretionskanäle bei allen untersuchten Arten gut entwickelt. Gerbstoffeinschlüsse reichlich vorhanden. Rand des Krönchens aufgerichtet. Eine Zellage charakteristischer, zentrifugal geförderter Polsterzellen der Apikalplatte aufgelagert (Abb. 38). Polsterzellage meist mit 2—4 Zellen über den Apikalplattenrand hinaus auf die Achänenflanken ausgedehnt. Die sich basalwärts anschließenden Epidermiszellen (ca. $80 \times 10\,\mu$) mit verdickten und verholzten Wänden, schräg orientierten Querwänden und apikalen, etwas vorgewölbten, haartragenden Zellenden. Epidermiszellen an der Perikarpbasis wesentlich kürzer, aber nie einen die Abbruchstelle der Achäne umstehenden Haarkranz bildend. Pappus doppelt; Borsten des inneren mit gestaucht-keuliger Basis (Abb. 39 — wie in der Sektion *Jacea*) und wie die in 8- bis 6zähligen Schrägzeilen angeordneten des äußeren Pappus mit abseitigem Parenchym. Borsten des inneren Pappus von *C. kotschyana* bis auf die keulige Basis reduziert. Elaiosome zahnförmig, gut entwickelt, jedoch ohne verholzte Kerne. Das interzellularenfreie, längstextierte Parenchymgewebe aus langgestreckten bis isodiametrischen Zellen zusammengesetzt. Zentrales Elaiosomgewebe von *C. rupestris* und *C. kotschyana* aus gestreckten, schwach wellig angeordneten Parenchymzellen gebildet. Same mit Hilum laterale; Funikularstrang einfach gekrümmt, im Bereich der Mikropyle wenig geknickt, oberhalb der Mikropyle vom medianen Basalgefäß abzweigend. Testaepidermis mit zur Mikropyle geneigten Radialwänden, Index: 2,9 (3,6 bei *C. rupestris* und *C. kotschyana*).

(Fortsetzung folgt im nächsten Heft)

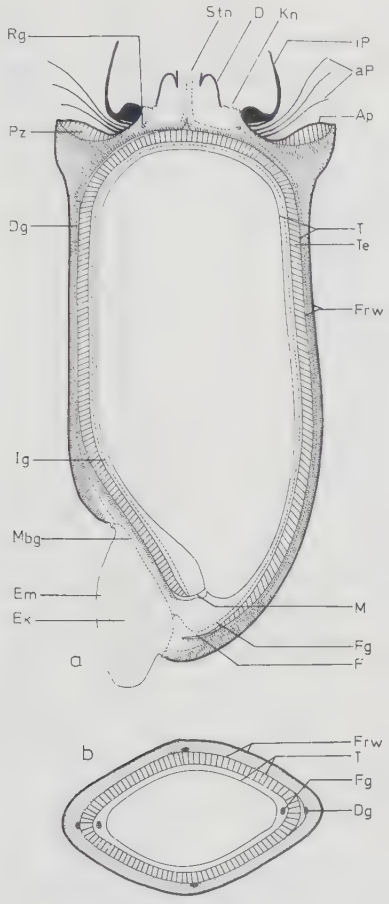


Abb. 1. Achäne einer Art von *Centaurea* (halbschematisch); a) im Längsschnitt; b) im Querschnitt. Erklärungen der Abkürzungen auf Seite 160.

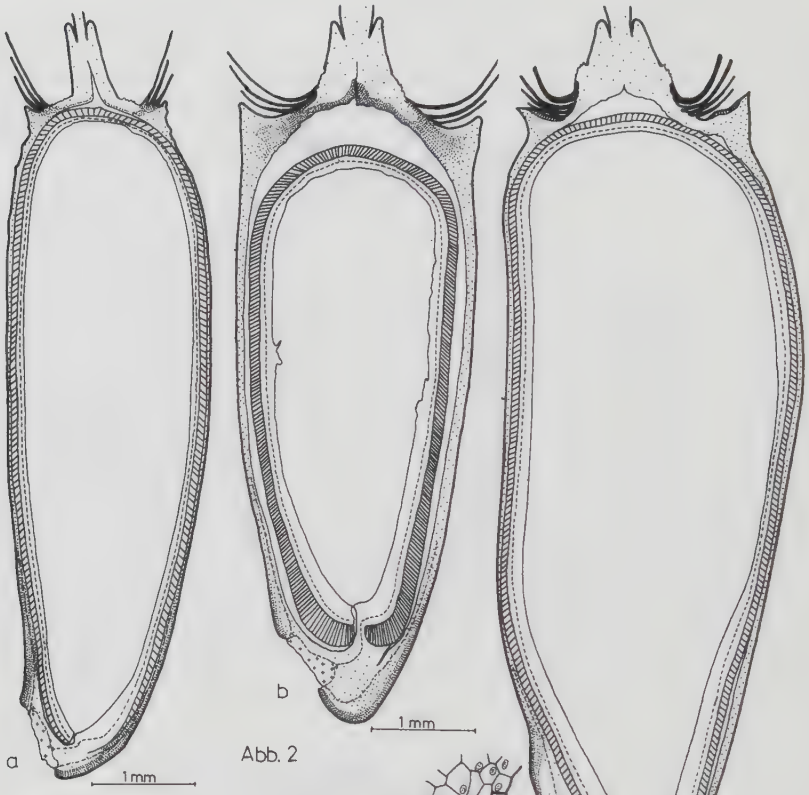


Abb. 2. Halbschematischer Längsschnitt durch die Achänen von: a) *Serratula coronata* L.; b) *Serratula caput-najae* Zaharіadi.

Abb. 3. *Centaurea pulcherrima* Willd. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basis des inneren Pappus längs.

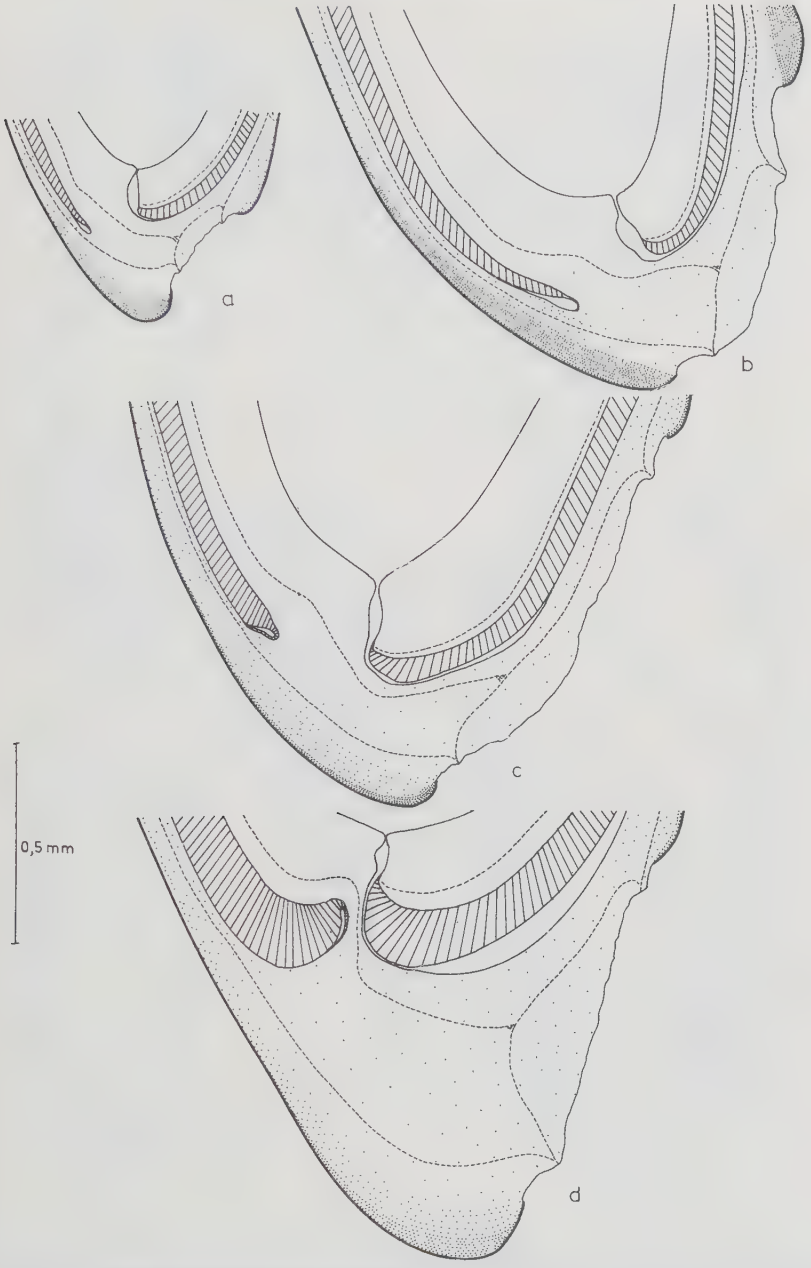


Abb. 4. Mediane Längsschnitte durch die Basis der Achänen aus der Gattung *Serratula* L.: a) *S. tinctoria* L.; b) *S. coronata* L.; c) *S. quinquefolia* M. Bieb.; d) *S. caput-najae* Zahariadi.

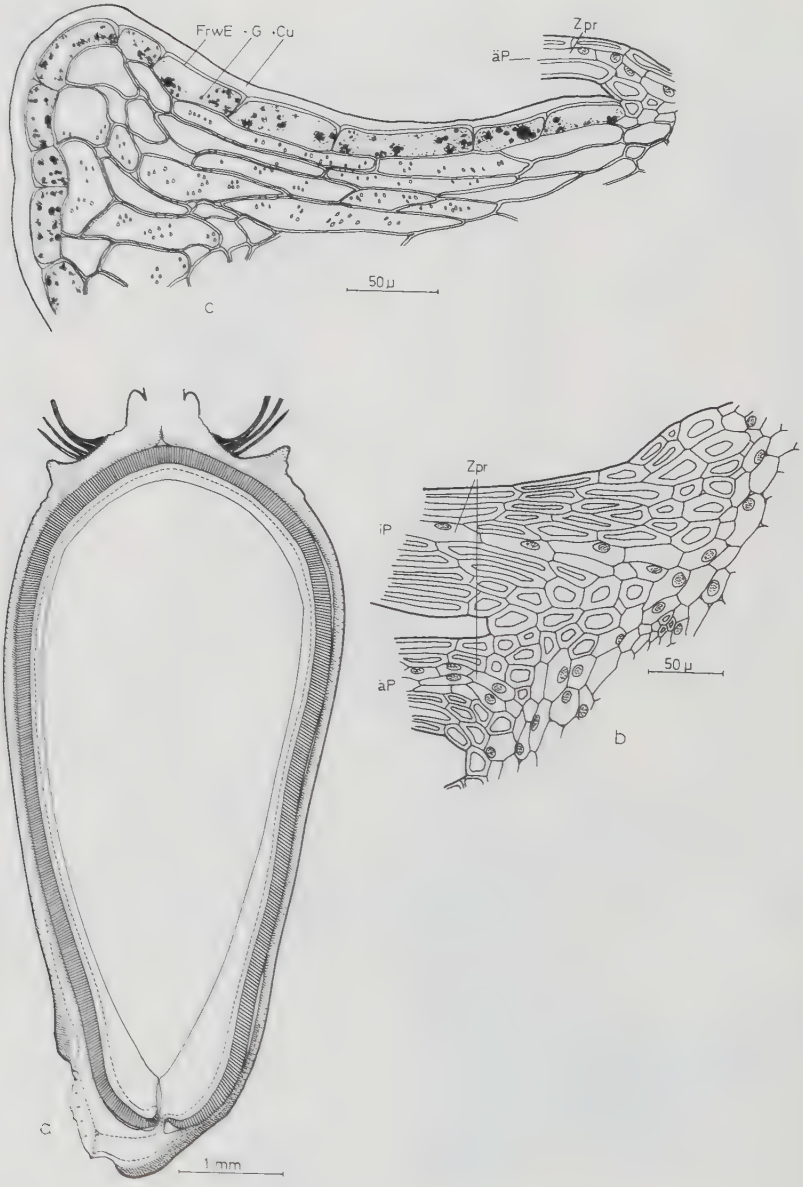


Abb. 5. *Rhaponticum carthamoides* Iljin. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basalregion der beiden innersten Pappusborsten längs; c) Apikalplatte der Achäne längs.

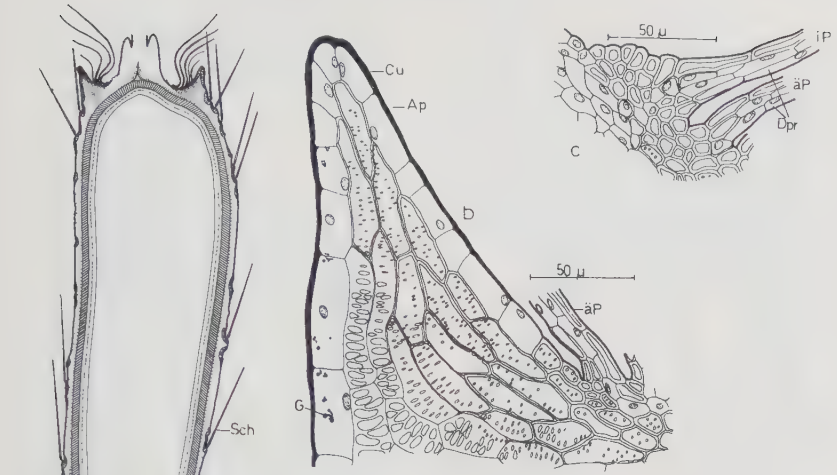


Abb. 6

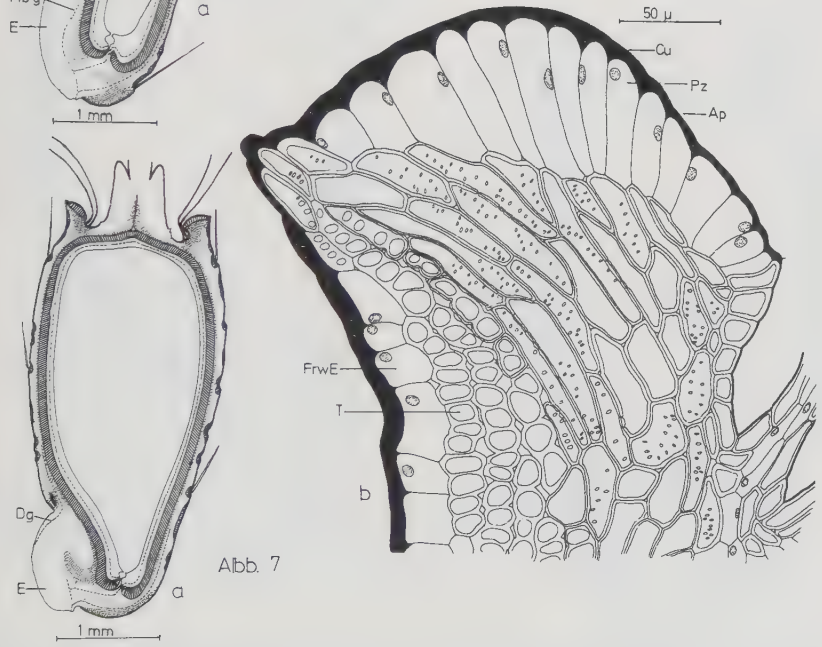


Abb. 7

Abb. 6. *Amberboa moschata* (L.) DC. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Krönchen der Achäne längs; c) Basis des inneren Pappus längs.

Abb. 7. *Volutaria lippii* (L.) DC. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Krönchen der Achäne längs. T = Tüpfel.

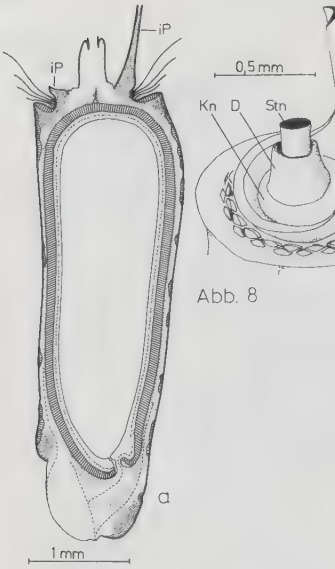


Abb. 8

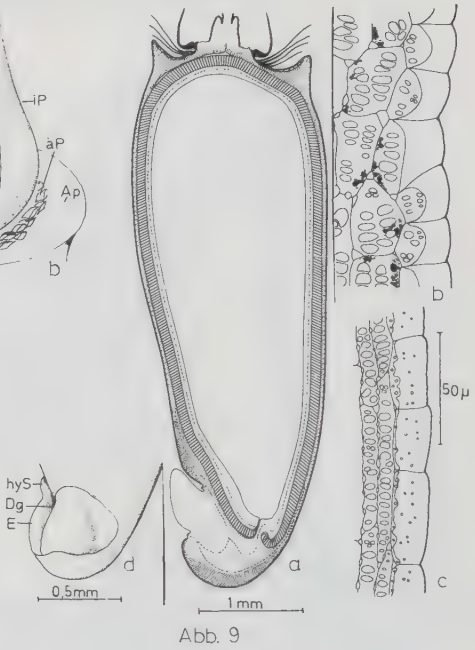
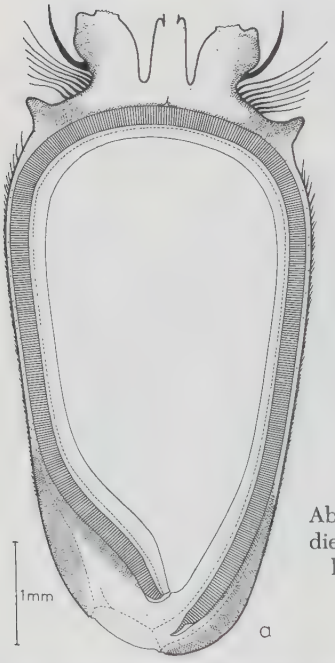


Abb. 9



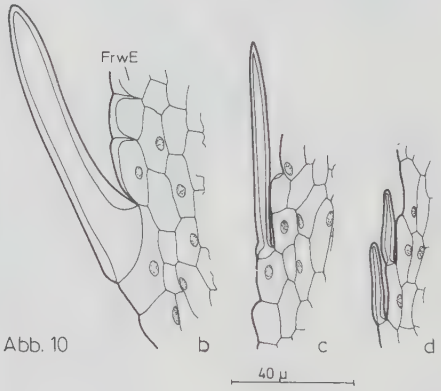


Abb. 10

Abb. 10. *Crupina vulgaris* Cass. a) Längsschnitt durch die Achäne (halbschematisch); b—d) die zur Basis hin kürzer werdenden Haare der Perikarpepidermis.

Abb. 8. *Mantisalca salmantica* Briq. et Cav. a) Längsschnitt durch die Achäne (halbschematisch); b) Apikalplatte der Achäne in Aufsicht (äußerer Pappus bis auf seine Basis entfernt).

Abb. 9. *Centaurea balsamita* Lam. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Frucht; b) Ausschnitt aus der oberen und c) der mittleren Region des Perikarps; d) Abbruchstelle der Achäne mit dem Elaiosom in Aufsicht (hyS = hyaliner Saum des Elaiosoms, Dg = Einschnürung, hervorgerufen durch den adaxialen Dorsalmedianus).

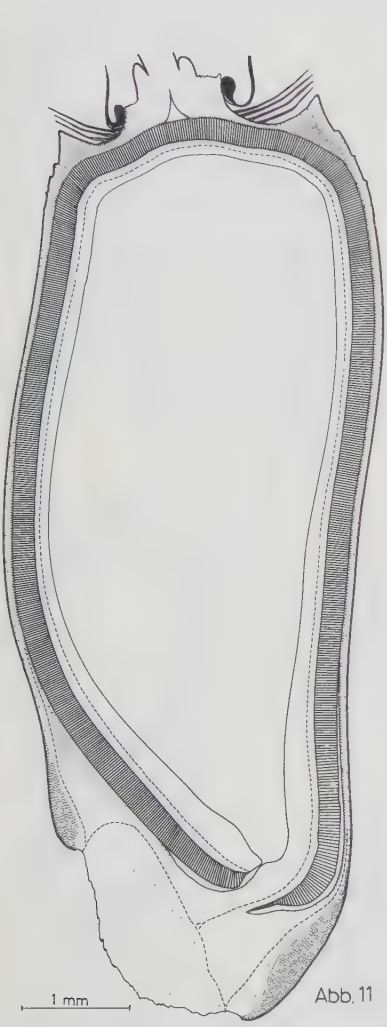


Abb. 11

Abb. 12

Abb. 11. *Centaurea ruthenica* Lam. Längsschnitt durch die Achäne (halbschematisch).

Abb. 12. *Cnicus benedictus* L. Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne.

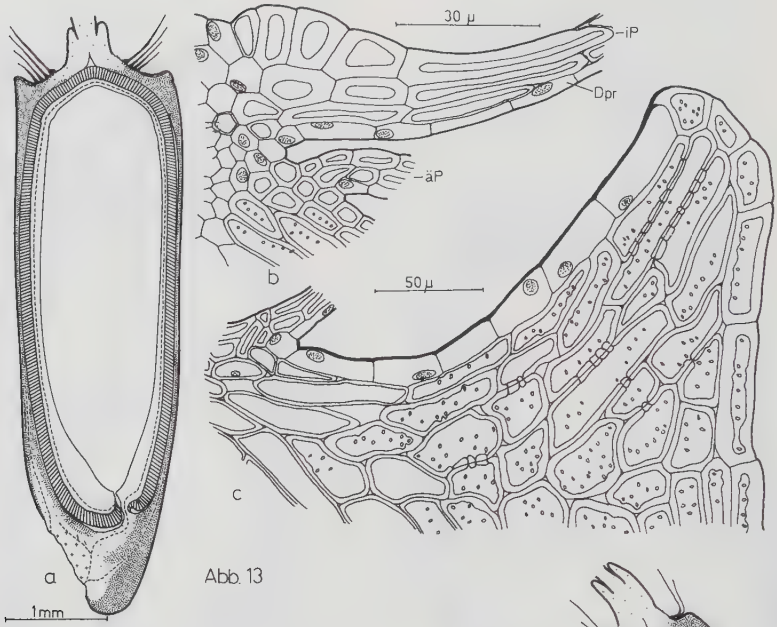


Abb. 13

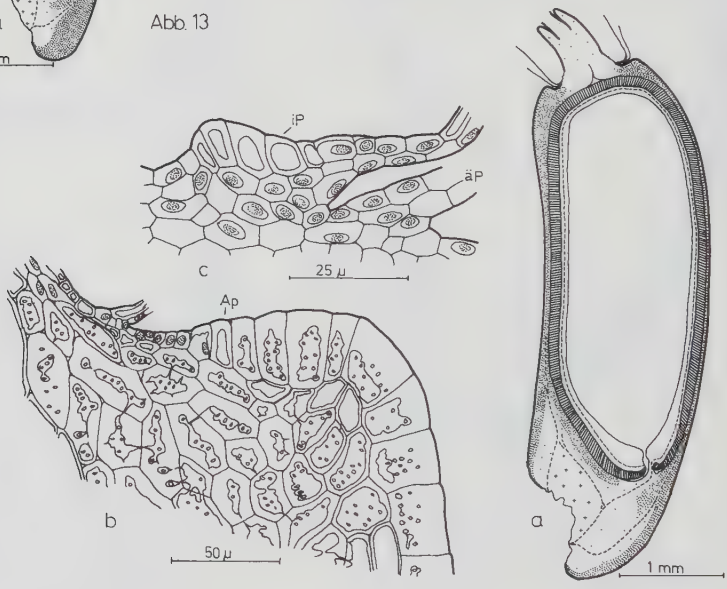
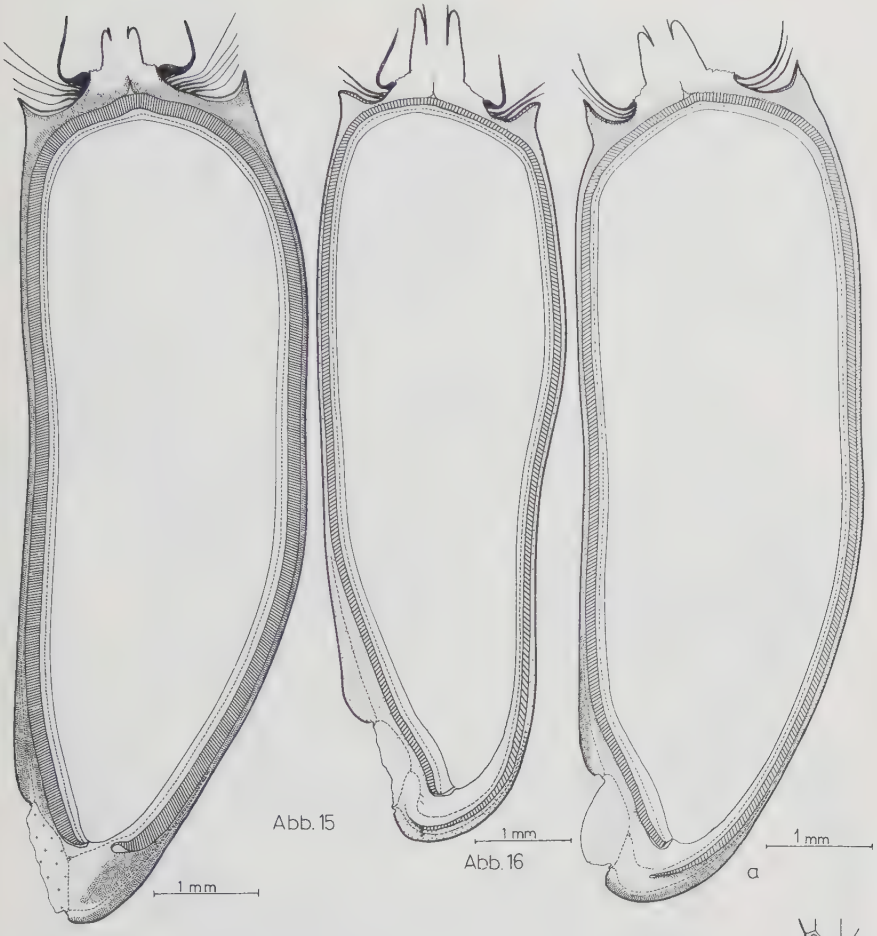


Abb. 14

Abb. 13. *Centaurea crassifolia* Bertol. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basis des inneren Pappus längs; c) Längsschnitt durch das Krönchen der Frucht.

Abb. 14. *Centaurea webbiana* Sch. Bip. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne und b) deren Apikalplatte längs; c) die keulige Basis des inneren Pappus von *Centaurea sempervirens* L.



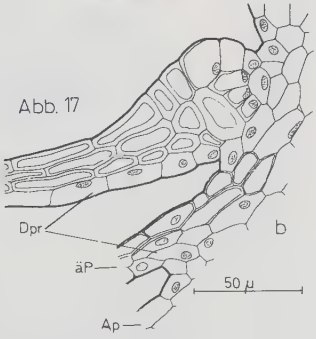


Abb. 15. *Centaurea antitauri* Hay. Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne.

Abb. 16. *Centaurea glastifolia* (L.) Cass. Längsschnitt durch die Achäne (halbschematisch).

Abb. 17. *Centaurea macrocephala* Puschk. ex Willd. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basis des inneren Pappus längs.

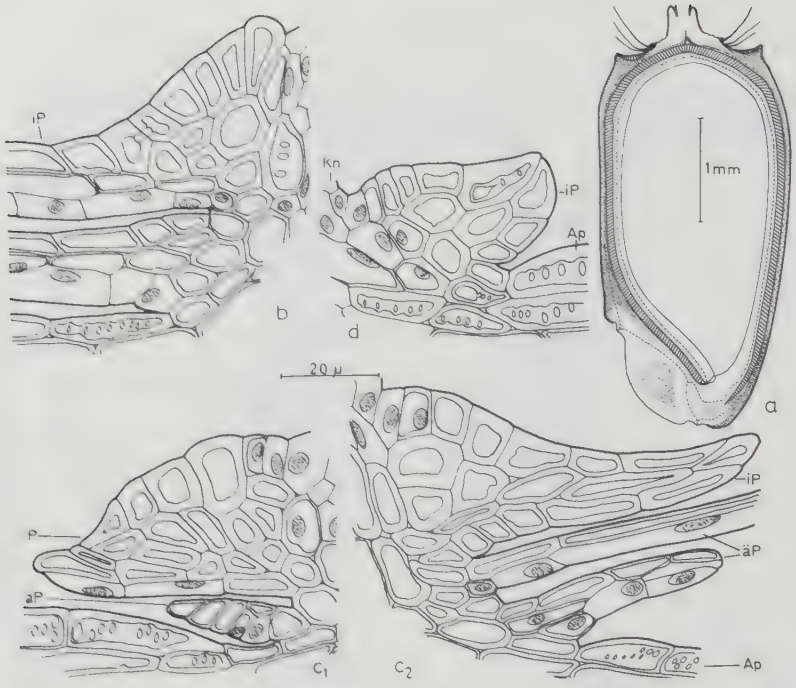


Abb. 18

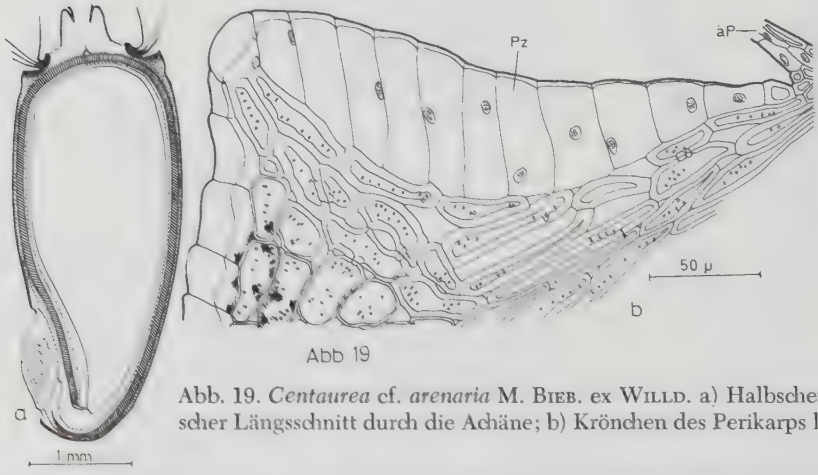


Abb 19

Abb. 19. *Centaurea* cf. *arenaria* M. Bieb. ex Willd. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Krönchen des Perikarps längs.

Abb. 18. *Centaurea nigra* L. ssp. *rivularis* Brot. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b—d) Reduktion des doppelten Pappus in der Sektion *Jacea* L. s. str.: Basis der Pappusborsten von b) *Centaurea nigra* L. (sowohl adaxial wie auch abaxial), c) *Centaurea nigrescens* Willd. (c_1 = auf der adaxialen Seite, c_2 = auf der abaxialen Seite), d) *Centaurea jacea* L.

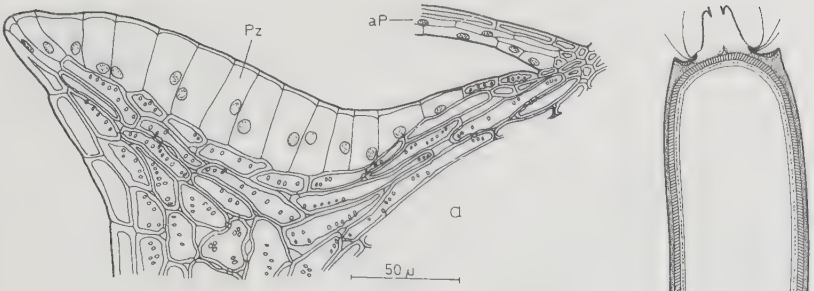


Abb. 20

Abb. 20. a) *Centaurea trichocephala* M. Bieb. Längsschnitt durch die Apikalplatte; b) *Centaurea phrygia* L. ssp. *phrygia*, halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne.

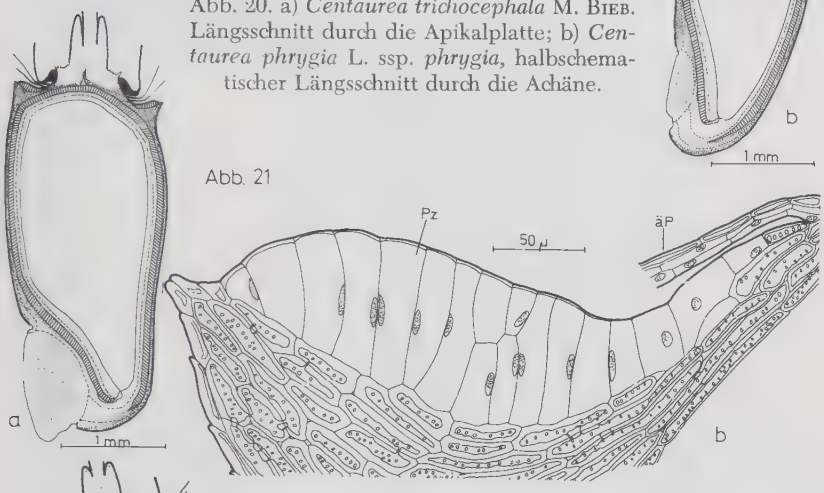


Abb. 21

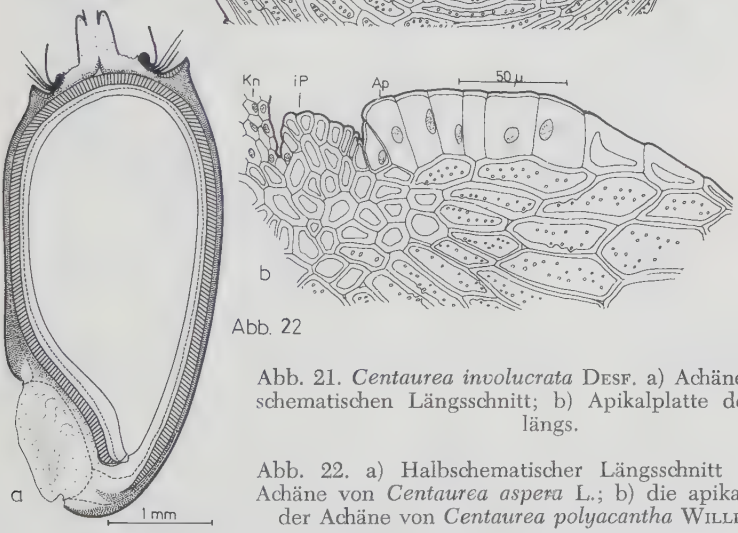


Abb. 22

Abb. 21. *Centaurea involucrata* Desf. a) Achäne im halbschematischen Längsschnitt; b) Apikalplatte der Achäne längs.

Abb. 22. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne von *Centaurea aspera* L.; b) die apikale Region der Achäne von *Centaurea polyacantha* Willd. längs.

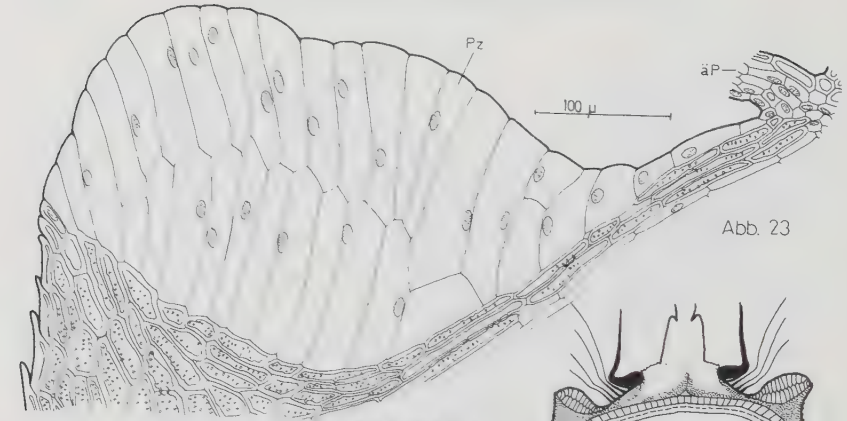


Abb. 23

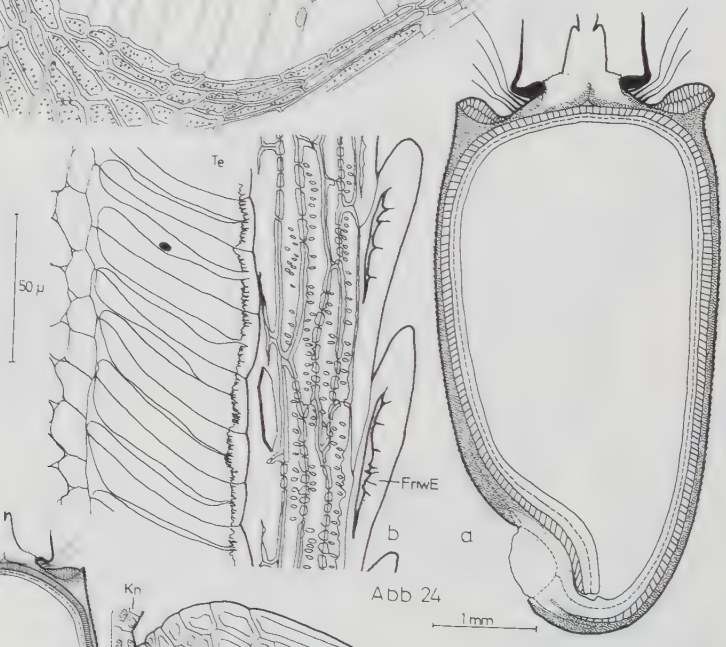


Abb 24

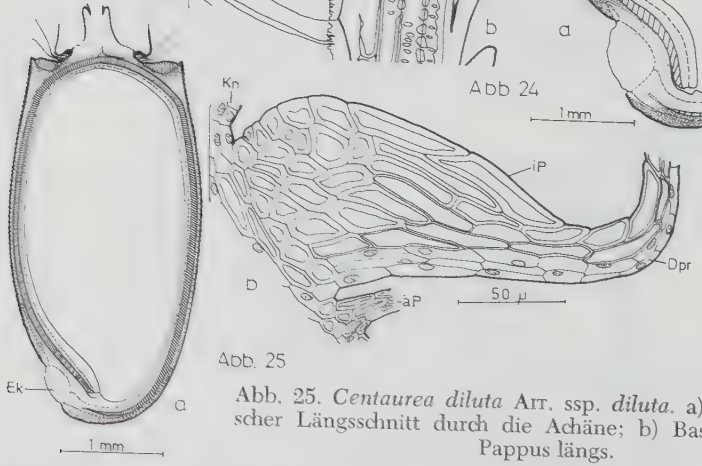


Abb. 25

Abb. 25. *Centaurea diluta* Ait. ssp. *diluta*. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basis des inneren Pappus längs.

Abb. 23. *Centaurea eriophora* L. Apikalplatte mit zweischichtig angelegten Polsterzellen längs.

Abb. 24. *Centaurea sulphurea* Willd. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Ausschnitt aus der Fruchtwand der Achäne längs.

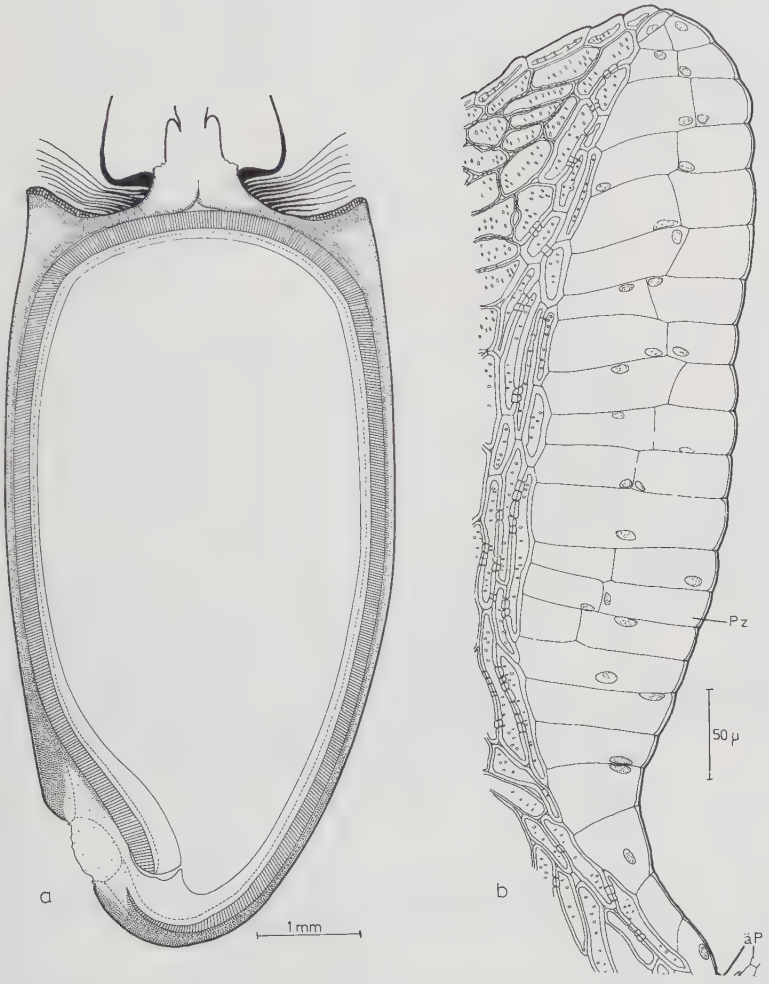


Abb. 26. *Centaurea kurdica* Reichardt. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Apikalplatte mit zweischichtig angelegten Polsterzellen längs.

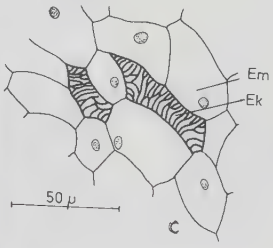


Abb. 27

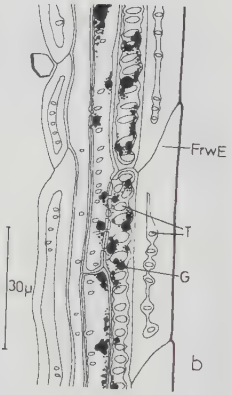
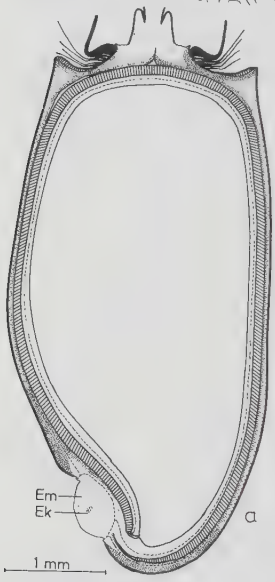


Abb. 28



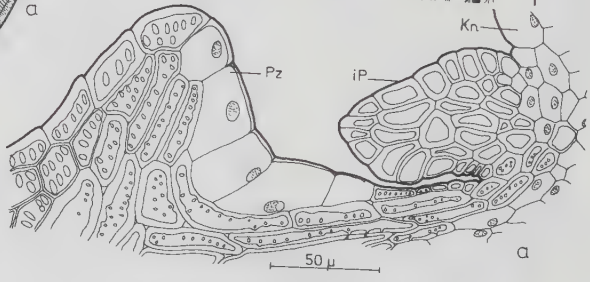


Abb. 29

Abb. 27. *Centaurea behen* L. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Apikalplatte im Längsschnitt; c) Ausschnitt aus dem Elaiosom mit zwei verholzten Elaiosomkernzellen.

Abb. 28. *Centaurea calcitrapa* L. a) Apikalplatte der Achäne mit dem Rudiment des inneren Pappus längs; b) Ausschnitt aus dem Perikarp der Achänenmitte längs. T = Tüpfel.

Abb. 29. *Centaurea iberica* Trev. ex Spr. Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne.

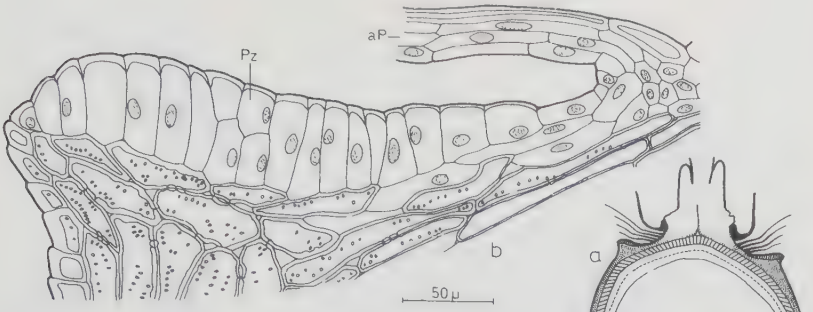


Abb. 30

Abb. 30. *Centaurea bella* Trautv. a) Halbschematischer Längsschnitt der Achäne; b) Krönchen der Achäne längs.

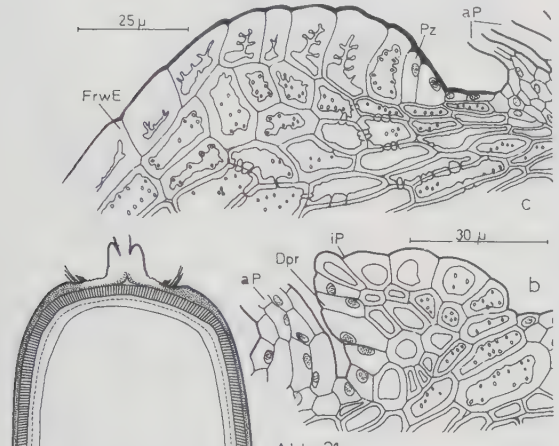


Abb. 31

Abb. 31. *Centaurea ptosimopappa* Hay. a) Halbschematischer Längsschnitt der Achäne; b) Basis des doppelten Pappus längs; c) Apikalplatte der Achäne längs.

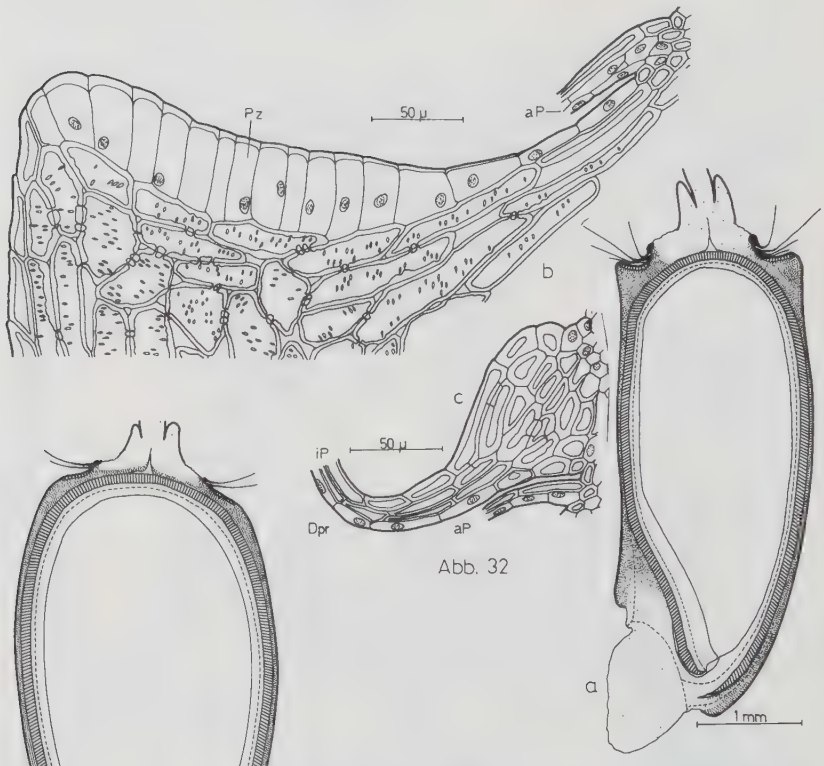


Abb. 32

Abb. 32. *Centaurea marschalliana* L. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Krönchen der Achäne längs; c) Basis des inneren Pappus längs.

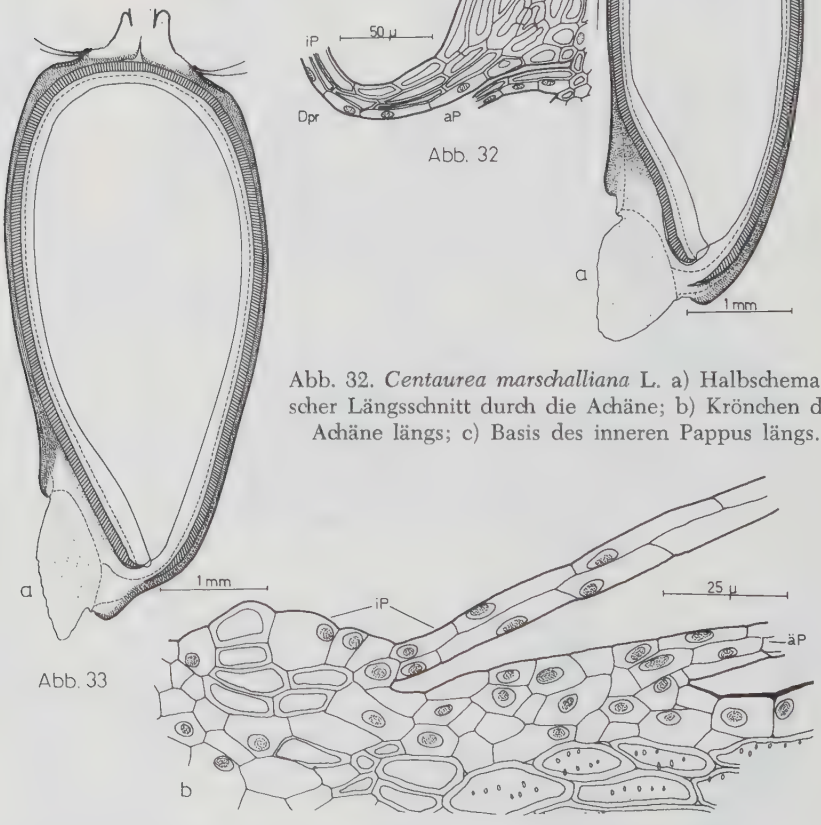


Abb. 33

Abb. 33. *Centaurea barbeyi* (Alb.) Sosn. a) Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; b) Basis des doppelten Pappus längs.

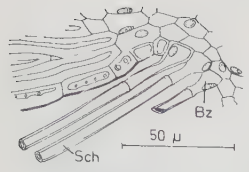


Abb. 34

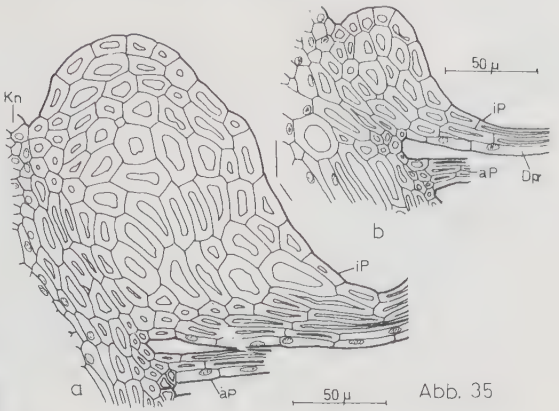


Abb. 35

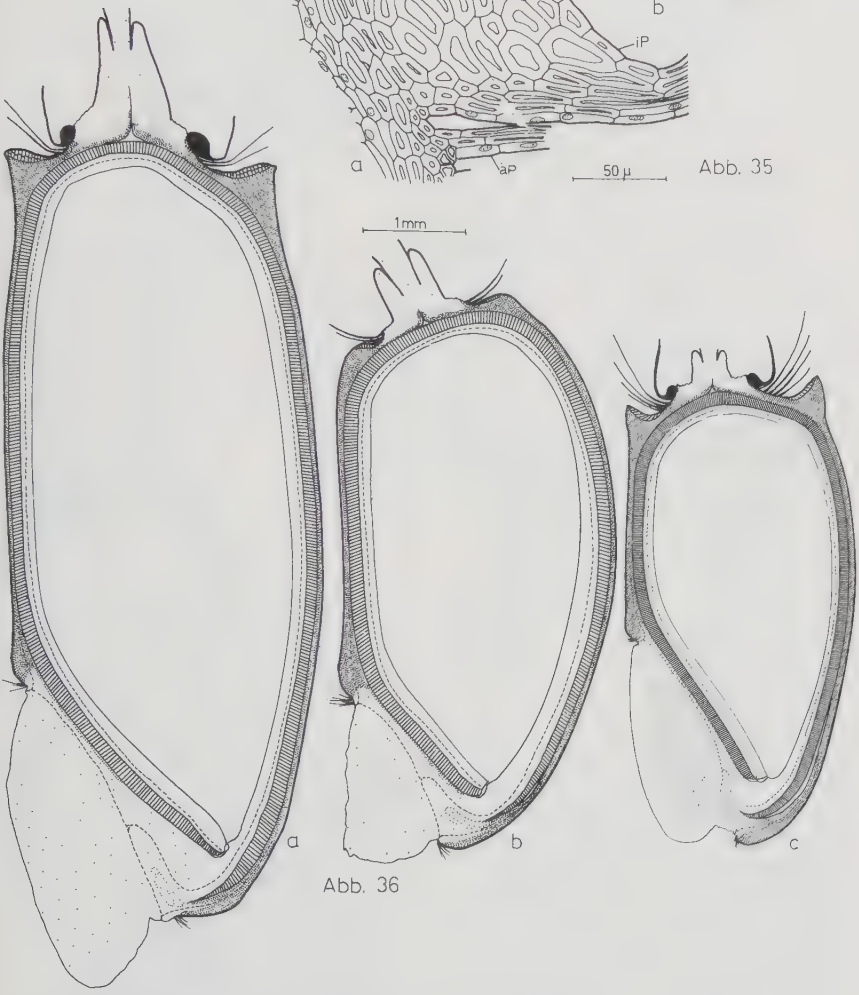


Abb. 36

Abb. 34. *Centaurea mollis* W. et Kit., abaxiale Perikarpbasis mit basalen, haartragenden Epidermiszellen (Haare gekürzt).

Abb. 35. Basis des doppelten Pappus längs von a) *Centaurea cyanus* L. und b) *Centaurea montana* L.

Abb. 36. Halbschematische Längsschnitte durch die Achänen von a) *Centaurea cheiranthifolia* Willd., b) *Centaurea mollis* W. et Kit. und c) *Centaurea cyanus* L. (Maßstab von a) und c) wie bei b).)

Abb. 37. Die Gestalt der Apikalplatten und ihrer Polsterzellen in der Sektion *Cyanus* DC. a) *Centaurea mollis* W. et Kit., b) *Centaurea triumfettii* All., c) *Centaurea cheiranthifolia* Willd., d) *Centaurea cyanus* L. und e) *Centaurea cyanoides* Berg. et Wahl.

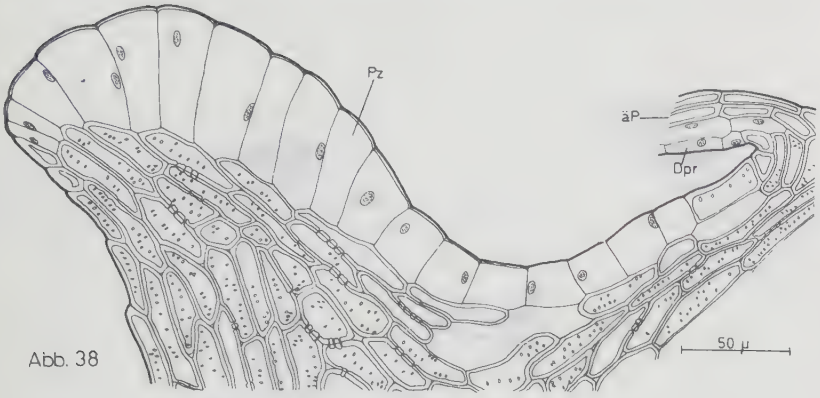


Abb. 38

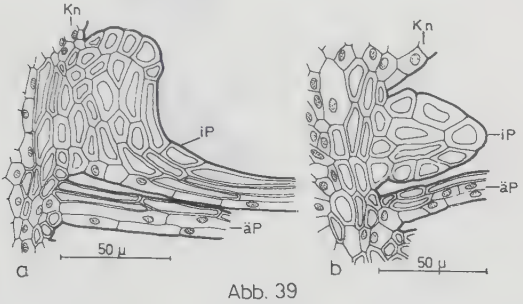


Abb. 39

Abb. 40

1 mm

Abb. 38. *Centaurea dichroantha* KERN. Längsschnitt durch das Krönchen der Achäne mit zentrifugal geförderten Polsterzellen.

Abb. 39. Basis des doppelten Pappus längs, a) *Centaurea dichroantha* KERN.; b) *Centaurea kotschyana* HEUFF.

Abb. 40. Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne von *Centaurea dichroantha* KERN.

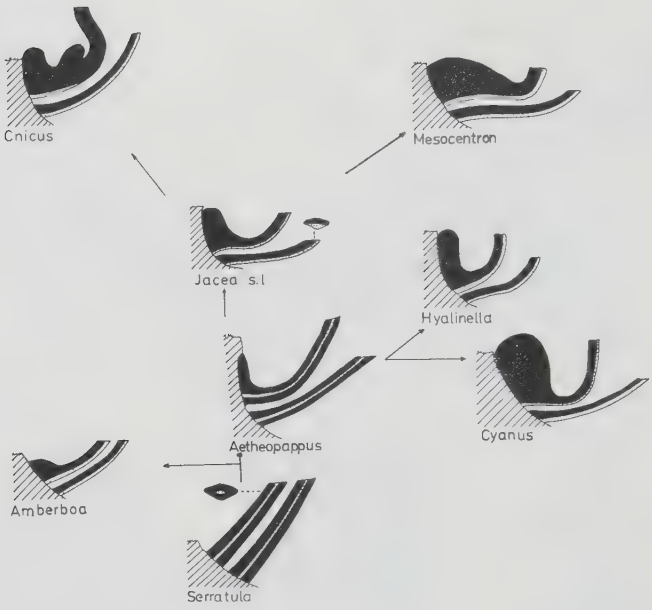


Abb. 41. Die verschiedenen Ausprägungsformen des inneren Pappus in der Subtribus Centaureinae und seine mögliche Entstehung aus dem einfachen Pappus. Die Schemata stellen Längsschnitte der beiden innersten Borstenreihen dar. Perikarp schraffiert, Sklerenchym schwarz, langgestreckte Parenchymzellen der Borsten punktiert.

Bot. Jb.	88	2	123—162	Stuttgart, 17. April 1968

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen

Von

Manfred Dittrich

Mit Tafel 8—11 und 41 Abbildungen im Text

Teil II

Mit Tafel 8—11

IV. Diskussion der Ergebnisse

1. Bewertung der anatomischen Merkmale

Betrachtet man die systematische Verwendbarkeit der anatomischen Merkmale der Achänen, so stellt man fest, daß sie von unterschiedlichem taxonomischen Wert sind. So gibt es zum Beispiel Merkmale, die innerhalb einer Gattung überhaupt nicht oder nur geringfügig variieren. Andere Merkmale beschränken sich auf einige oder sogar nur auf eine Sippe. Schwierigkeiten ergeben sich daraus, daß sich einige Merkmale konvergent in völlig verschiedenen Sippen entwickelt haben. Außerdem kann ein Merkmal durch Reduktion derartig vereinfacht werden, daß es seinem Ausgangszustand wieder sehr ähnlich wird, ein regressiver Prozeß, der dazu führen könnte, entfernt verwandte Arten miteinander zu vereinigen. Es ist deshalb erforderlich, derartige Entwicklungstendenzen festzustellen und jedes Merkmal auf seinen taxonomischen Wert hin zu prüfen.

Verholzung des Perikarps. Die perikarpalen Zellen unterliegen bei fast allen untersuchten Gattungen der Subtribus Centaureinae keinen oder nur geringfügigen Veränderungen und bleiben parenchymatisch (vgl. Merkmalstabelle, S. 138). In der Gattung *Centaurea* dagegen sind, abgesehen von wenigen, später noch zu besprechenden Sektionen, die Perikarpzellen immer verdickt und verholzt. Auch bei *Cnicus benedictus* ist der größte Teil der perikarpalen Zellen von dieser Beschaffenheit; lediglich zwischen den Längsrippen bleibt das Perikarp parenchymatisch.

Innerhalb der Gattung *Centaurea* ist außerdem ein allmähliches Ansteigen der Wanddicke und des Verholzungsgrades festzustellen. Während das Perikarp in der Sektion *Aetheopappus* noch zum größten Teil parenchymatisch

bleibt, ist es in der Sektion *Grossheimia* schon schwach verdickt, aber gleichmäßig verholzt. In der weiteren *Jacea*-Verwandtschaft (Pollen vom *Jacea*-Typ) werden die Zellen des Perikarps in charakteristischer Weise verdickt und verholzt; vor allem werden die Zellen unterhalb der Apikalplatte und die der Testa anliegenden 2—3 Zellagen besonders stark verdickt und verholzt. In den auch in anderen Merkmalen stark abgeleiteten Sektionen *Ptosimopappus, Melanoloma* und *Seridia* dagegen werden sämtliche Perikarpzellen gleichmäßig von den sekundären Wandveränderungen erfaßt und gleichen darin den übrigen, noch nicht erwähnten Sektionen der Gattung.

Parallel zu diesem Vorgang verläuft eine allmähliche Reduktion des Interzellularsystems. Eine lokalisierte Tüpfelung der Zellwände (große Tüpfel) und ein stark entwickeltes Interzellularsystem sind typisch für Sippen, deren Perikarp parenchymatisch oder nur schwach verholzt ist. In Perikarpien mit stark verdickten und verholzten Zellen beschränkt sich das Interzellularsystem auf die Zellecken. Der Durchmesser der zahlreichen, unregelmäßig auf die ganze Zellwand verteilten Tüpfel wird kleiner.

Die Exkretionskanäle wurden zuerst von Col, 1901–1904 (s. S. 74, vgl. auch Cronquist, 1955) für die Kompositen ausführlich beschrieben. Die Verteilung der Exkretionskanäle in der Gattung *Centaurea* wurde 1912 von Lavialle untersucht. Diese Untersuchungen beschränken sich jedoch auf nur wenige Arten, bei denen z. T. jedoch die Exkretionskanäle übersehen wurden, wie z. B. bei *C. atropurpurea.*

Am stärksten ausgeprägt sind die Exkretionskanäle in der Gattung *Serratula*; außerdem wurden sie in den Gattungen *Amberboa* und *Mantisalca* angetroffen. In den beiden letztgenannten Gattungen besitzen die Kanäle einen geringeren Durchmesser als bei *Serratula.* In der ihnen eng verwandten Gattung *Volutaria* sind sie auf basal gelegene Exkretionsbehälter reduziert, vgl. S. 82, was nach Col auf eine phylogenetisch jüngere Form schließen läßt.

In der Gattung *Centaurea* sind die Exkretionskanäle in den Sektionen *Aetheopappus, Hyalinella, Heterolophus, Psephellus, Acrocentron, Ptosimopappus* und den mehrjährigen Arten der Sektion *Cyanus* gut entwickelt. In den Sektionen *Chartolepis* und *Grossheimia* sind die Exkretionskanäle nur noch als schmale, rudimentäre Zellen nachweisbar. In der Sektion *Jacea* s. l. besitzen die meisten Arten ein vollständig entwickeltes Exkretionssystem; nur bei einigen abgeleiteten Arten wie z. B. *C. jacea* lassen sich Exkretionskanäle nicht mehr nachweisen. In allen übrigen von mir untersuchten Sektionen der Gattung *Centaurea*, sowie bei den restlichen, untersuchten Gattungen fehlen Exkretionskanäle vollständig. Auf Grund der Progressivität des Merkmals ist sein taxonomischer Wert begrenzt. In der Gattung *Volutaria* jedoch kann man die typischen, basal gelegenen Exkretionsbehälter zur Gattungsbegrenzung mit heranziehen. Besondere Bedeutung kommt diesem Merkmal für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Sippen untereinander zu.

Ein ähnlich begrenzter Wert für die Taxonomie ist dem Auftreten von Gerbstoffen im Perikarp beizumessen. Erwähnenswert ist ein Abbau der Gerbstoffeinlagerungen mit zunehmendem Verholzungsgrad des Perikarps. Dies trifft für die jeweils am stärksten abgeleiteten Arten der Sektionen zu, so daß die auftretenden Gerbstoffmengen somit ein Kriterium für die Gliederung der Arten einer Sektion darstellen (Beispiele dafür: *C. jacea*, *C. squarrosa* und *C. eriophora*). In einigen Fällen führt eine partielle Ablagerung der Gerbstoffe im Perikarp zu der für die Sektionen *Seridia*, *Calcitrapa* und *Microlophus* typischen Tigerung der Achänen. Auffällig ist das völlige Fehlen von Gerbstoffeinlagerungen in den Sektionen *Psephellus* und *Cyanus*.

Ca-Oxalat kann sowohl im Perikarp als auch in der Testa eingelagert sein. Dormer (1961) unterscheidet zwei Kristallformen (prismatische und krummlinige), deren Vorkommen er in bestimmten Sippen für charakteristisch und systematisch auswertbar hält. Da jedoch in ein und derselben Frucht (z. B. *C. calcitrapa*) beide Kristallformen auftreten können, wird der taxonomische Wert dieses Merkmals sehr zweifelhaft.

Wie den speziellen Untersuchungen zu entnehmen war, können in der Subtribus Centaureinae die Apikalplatten der Achänen verschieden orientiert sein. Während die Früchte der Sippen, die sich um die Gattung *Serratula* gruppieren, durch am Rande aufgerichtete Apikalplatten ausgezeichnet sind (*Amberboa* und in der Gattung *Centaurea* die Sektionen *Aetheopappus*, *Chartolepis*, *Grossheimia*, *Pseudophaeopappus* und *Acrocentron*), herrschen beim größten Teil der übrigen Sippen Achänen mit horizontal orientierten Apikalplatten vor. Lediglich in den Sektionen *Ptosimopappus*, *Psephellus* und den mehrjährigen Arten der Sektion *Cyanus* (außer *C. cheiranthifolia*) sind die Apikalplatten am Rande stets abgerundet. Daß es sich hierbei um eine Reduktionserscheinung handelt, kann man daraus schließen, daß andere Merkmale wie z. B. der Pappus und die Polsterzellen ebenfalls Reduktionstendenzen zeigen, und daß die Perikarpien stark verholzt sind. Achänen mit abgerundeten Apikalplatten wurden sonst nur in der Sektion *Seridia* bei *C. polyacantha* und in der Sektion *Cheirolophus* bei 2 Arten gefunden. Die sockelartig über die Insertionsebene des Pappus emporgehobene Apikalplatte kennzeichnet lediglich die Achänen der Gattung *Volutaria*.

Polsterzellen werden in der Subtribus Centaureinae, von zwei Ausnahmen abgesehen, nur in der Gattung *Centaurea* ausgebildet. In der monotypischen Gattung *Cnicus* werden Polsterzellen entwickelt, wie man sie auch in der Sektion *Jacea* antrifft. Die zweite Ausnahme findet man in der Gattung *Volutaria*, in der die langgestreckten Polsterzellen die sockelartig erhöhte Apikalplatte bedecken. Das Fehlen von Polsterzellen in der Gattung *Centaurea* konnte nur in 3 (4) Sektionen festgestellt werden, Sippen, die auch in anderen Merkmalen von der Mehrzahl der Sektionen von *Centaurea* abweichen. Es handelt sich um die Sektionen *Cheirolophus*, *Stizolophus* und *Centaurea*

(= sect. *Centaurium* DC.). Polsterzellen wurden in der Sektion *Pseudophaeopappus* nicht gefunden, da sie wegen ihrer parenchymatischen Natur am Herbarmaterial nicht mehr nachzuweisen waren.

Die Vielfältigkeit dieser Zellen in der Gattung *Centaurea* liefert auf Grund der Konstanz der Gestalt und Anordnung der Zellen auf der Apikalplatte Merkmale, die es ermöglichen, eng verwandte Sektionen und z. T. sogar einzelne Sektionen genau zu charakterisieren. Es treten zuweilen Reduktionstendenzen, besonders in der *Jacea*-Verwandtschaft auf, die sich vor allem in einer Verminderung der Zahl der Polsterzellen und in einer Neigung zur Verholzung ausdrücken (z. B. *C. calcitrapa* und *C. jacea*, Abb. 28 a und Taf. 8, Fig. 3); in den meisten Fällen ist jedoch die ursprüngliche Form und Anordnung der Zellen noch erkennbar.

In der Sektion *Aetheopappus* wird die Apikalplatte von einer großen Zahl in einer Zellage angeordneter Polsterzellen bedeckt, die in das Krönchen mehr oder weniger eingesenkt sind. Der größte Teil ihrer Radialwände ist von gleicher Länge. In den Sektionen *Chartolepis* und *Grossheimia* ordnen sich die Polsterzellen in gleicher Weise auf den Apikalplatten an. Die in das Krönchen eingesenkten Polsterzellen (*C. nigra*, Taf. 8, Fig. 2) stellen den am weitesten verbreiteten Typ dar, sie sind für folgende Sektionen typisch: *Jacea* s. str., *Lepteranthus*, *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Seridia*, *Hymenocentron*, *Calcitrapa* und *Microlophus (C. behen)*. In der Sektion *Melanoloma* werden die einschichtig angelegten Polsterzellen der Apikalplatte aufgelagert, ein Merkmal, das schon in der Sektion *Lepteranthus* DC. *(C. trichocephala)* andeutungsweise zu beobachten war (vgl. Abb. 20 a und Abb. 21 b). In den Sektionen *Cynaroides* und *Mesocentron* sind die Polsterzellen in zwei Zellagen angeordnet. Während in der ersten Sektion die fast gleichlangen Radialwände der zahlreichen Polsterzellen selten 40—50 µ Länge übersteigen, wird die Zahl der Polsterzellen in der Sektion *Mesocentron*, deren Radialwände bis zu 100 µ lang werden, wesentlich geringer. Sämtliche untersuchten Arten der Sektion *Psephellus* und die der *Perennes* der Sektion *Cyanus* (außer *C. cheiranthifolia*) entwickeln auf den Apikalplatten charakteristische Polsterzellen, deren Radialwände nur wenig länger als die Tangentialwände werden (Taf. 8, Fig. 9 und Abb. 37 a). Die gleichgestalteten Polsterzellen der zweifellos sich nahestehenden, aber sehr abgeleiteten Sippen sind jedoch offensichtlich konvergent entstanden; denn reduktive Kräfte haben in ähnlicher Weise die Apikalplatte und den Pappus modifiziert. Die Polsterzellen von *C. cheiranthifolia*, einer Art, die von Czerepanov in der Flora der URSS (1963) zusammen mit *C. fischeri* Willd. in eine eigene Subsektion gestellt wird, weichen von denen der untersuchten mehrjährigen Arten der Sektion *Cyanus* stark ab. Die große Apikalplatte wird zu beiden Seiten des Stylus jeweils von ca. 30 Polsterzellen bedeckt, deren Radialwände bis zu 100 µ lang werden. Häufig, aber völlig unregelmäßig werden zusätzliche Tangentialwände eingezogen (Abb. 37 c). Die Achänen der einjährigen Arten der Sektion *Cyanus* werden apikal stets von Polsterzellen bedeckt, deren Radial-

wände zum Stylus hin geneigt sind. In der Sektion *Acrocentron* tragen die Achänen auf den Apikalplatten zentrifugal geförderte Polsterzellen (Abb. 38).

Die Perikarpepidermis der Achänen kann auf Grund ihrer parenchymatischen oder verholzten Beschaffenheit zur Begrenzung der Gattung *Centaurea* mit herangezogen werden (vgl. Merkmalstabelle S. 138). Nur in den Gattungen *Cnicus* und *Centaurea* bilden die Epidermiszellen dicke, lignifizierte Sekundärwandschichten aus. Eine Verholzung dieser Zellen fehlt nur in der Sektion *Centaurea*. Bei den übrigen untersuchten Gattungen der Centaureinae bleiben die Epidermiszellen parenchymatisch. In den Gattungen *Mantisalca, Amberboa* und *Volutaria* werden die Zellen der Epidermis nicht länger als 40 µ und etwa 20 µ hoch. Nur in den grubenförmigen Vertiefungen des Perikarps kehrt sich das Längen-Breiten-Verhältnis um.

Die Perikarpepidermis liefert durch die verschiedene Orientierung ihrer Querwände ein wichtiges Merkmal zur Begrenzung der Gattung *Centaurea*. Für die Sippen, deren Achänen eine parenchymatische Epidermis besitzen, die außerdem von einer starken Kutikula bedeckt wird, sind rechtwinklig zur Oberfläche orientierte Querwände typisch. In der Gattung *Centaurea* treten derartig orientierte Radialwände der Epidermiszellen nur in den Sektionen *Cheirolophus* und *Stizolophus* auf. In den übrigen Sektionen dagegen sind die Querwände der verholzten, von einer dünnen Kutikula bedeckten Epidermiszellen, wie auch bei *Cnicus benedictus*, immer schräg zur Oberfläche der Achänen orientiert. In der Sektion *Mesocentron* und, wenn auch wesentlich schwächer, in der Sektion *Hymenocentron* der Gattung *Centaurea* fällt die rauhe Oberfläche der Achänen auf, die auf einer starken Förderung der apikalen Enden der Epidermiszellen beruht (Abb. 24 b). Außerdem soll hier noch einmal auf die Epidermiszellen der Perikarpbasis in der Sektion *Cyanus* hingewiesen werden, die auf ihren papillenartigen Ausstülpungen Schlauchhaare tragen. Dieses Merkmal ist nur für diese Sektion typisch (Abb. 34).

Das Fehlen, bzw. die Verteilung der drei in der Subtribus Centaureinae an den Achänen gefundenen Haartypen liefert ein weiteres Kriterium zur Begrenzung ihrer Gattungen. Völlig unbehaart sind die Früchte der Gattungen *Serratula, Rhaponticum, Mantisalca* und in der Gattung *Centaurea* die Sektionen *Cheirolophus, Stizolophus* und *Centaurea*. In den übrigen Sektionen von *Centaurea* und bei *Cnicus benedictus* sitzen die langen, zylindrischen Schlauchhaare direkt epidermalen Basalzellen auf. Die kurzen, kegelförmig zugespitzten Haare, die den epidermalen Basalzellen ebenfalls direkt aufsitzen, konnten nur in der Gattung *Crupina* beobachtet werden (Abb. 10 b—c). Schlauchhaare, die zwischen der Basalzelle und dem zylindrischen Haarschaft eine Stielzelle ausbilden (Taf. 10, Fig. 4), konnten nur in den Gattungen *Amberboa* und *Volutaria* nachgewiesen werden.

In der älteren Literatur wurde der Gestalt und Anordnung der Pappusborsten eine große Bedeutung beigemessen. Entscheidend für die Begrenzung der Gattung *Centaurea* war das Vorhandensein eines „doppelten

Pappus"; d. h. der Pappus setzt sich aus einer inneren Reihe kurzer, mehr oder weniger schuppenförmiger, mit ihren Spitzen zusammenneigender Schuppen und einem mehrreihigen, äußeren Pappus zusammen, dessen Borsten von außen nach innen an Länge zunehmen. Fehlt eine derartig gestaltete innere Reihe von Borsten, so liegt ein „einfacher Pappus" vor. Mit Hilfe dieses von Cassini (1817—1830) hervorgehobenen Merkmals begrenzte de Candolle (1837) im „Podromus" die Gattung *Centaurea*. Eine noch stärkere Bedeutung maß Boissier (1875) in der „Flora orientalis" dem „doppelten Pappus" für die Gattungsbegrenzung bei. Dieses Merkmal war auch allein der Grund dafür, daß man die Sektionen *Phaeopappus* und *Psephellus* aus der Gattung *Centaurea* ausschloß und sie in den Rang von Gattungen erhob. Bei der Aufstellung eines natürlichen Systems ist es außerordentlich riskant, zwei Gattungen auf Grund eines einzigen Merkmals voneinander abzugrenzen. Zur Unterscheidung zweier Gattungen durch ein solches „Schlüsselmerkmal" schreibt Wagenitz (1963): „Diese Gattungen werden aber nur dann als natürlich gelten können, wenn 1. die Übereinstimmung in dem entscheidenden Merkmal wirklich auf Homologie beruht und 2. die Arten jeder Gattung unter sich durch verwandtschaftliche (in Morphologie, Zytologie, Geographie ausgeprägte) Beziehungen eng miteinander verbunden sind, während keine näheren Beziehungen zu Arten der anderen Gattung bestehen." In der selben Arbeit deutet Wagenitz auch auf die Unsicherheit des Begriffes „einfacher Pappus" hin. Durch den völligen Verlust des inneren wird der ursprünglich doppelte Pappus scheinbar einfach und somit nur schwer vom primär einfachen Pappus unterscheidbar.

Wie aus den Beschreibungen der Merkmale auf Seite 76 hervorgeht, ist es möglich, auf Grund der anatomischen Untersuchungen eindeutig festzustellen, ob der Pappus doppelt, primär oder sekundär einfach ist. Progressive Entwicklungstendenzen ermöglichen es (Abb. 41), die wahrscheinliche Entstehung des doppelten aus dem einfachen Pappus anzunehmen; andere Gewebe der Achäne sind ähnlichen, parallel verlaufenden Tendenzen unterworfen, wodurch diese Annahme bekräftigt wird.

Was zunächst den primär einfachen Pappus, der von mir nur für die Gattung *Serratula* nachgewiesen werden konnte, angeht, so ist dieser durch zwei anatomische Merkmale deutlich vom sekundär einfachen zu unterscheiden. Beim primär einfachen Pappus sind die gleichgestalteten Borsten einer Schrägzeile durch das zentrale, langgestreckte Parenchym gekennzeichnet. Außerdem ist das Perikarpgewebe zwischen der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre und der innersten Pappusborste einer jeden Schrägzeile völlig parenchymatisch. Die Borsten des sekundär einfachen Pappus zeichnen sich stets durch langgestreckte Parenchymzellen auf ihrer Dorsalseite aus. Die durch Reduktion verlorengegangene innere Pappusreihe ist in Form von Rudimenten in den meisten Fällen mit Sicherheit nachzuweisen. Die Reduktion setzt zuerst auf der adaxialen Seite der Apikalplatte ein und erfaßt zuerst den äußeren und den schuppigen Anteil des inneren Pappus; die keulige Basis bleibt fast stets erhal-

ten (vgl. Sektion *Jacea* s. str., Seite 91 — Abb. 18 b—d; vgl. auch Taf. 11, Fig. 11—13). In einigen Fällen wird vor allem der innere Pappus bis auf wenige isodiametrische, verdickte und verholzte Zellen, die vor der Basis der innersten Borstenreihe des äußeren Pappus zu beobachten sind, reduziert; eine derartige Reduktion des inneren Pappus findet man z. B. in der Gattung *Volutaria*. Daß diese verholzten Zellen wirklich Reste des inneren Pappus sind, konnte ich an mehreren Übergangsbeispielen erkennen, z. B. an den Achänen von *Centaurea jacea*. Bei dieser Art ist der doppelte Pappus bis auf die Basis des inneren vollkommen reduziert. Letztere ist auf der abaxialen Seite als kleines, stark verholztes Zähnchen wahrnehmbar (Abb. 18 d), auf der adaxialen Seite dagegen (Taf. 8, Fig. 3) findet man nur eine leichte Aufwölbung, die ebenfalls aus derartig verholzten Zellen besteht. An anderen Achänen dieser Art fällt sogar diese Aufwölbung fort und es sind lediglich noch einige rundliche Sklerenchymzellen nachweisbar. Vergleichbare Beispiele sind nicht selten. Auffällig ist die Modifizierung des ursprünglich doppelten Pappus bei den mehrjährigen Arten der Sektion *Cyanus* (außer *C. cheiranthifolia*) und in der Sektion *Psephellus*. Bei den *Perennes* wird der innere Pappus stufenweise bis zum völligen Verlust (wenige basale, verholzte Zellen) reduziert, wodurch wiederum ein sekundär einfacher Pappus zustandekommt. Außerdem konnte festgestellt werden, daß im unteren Drittel der Borsten, die z. B. bei *C. montana* noch aus verholzten Zellen auf der Oberseite und langgestreckten Parenchymzellen auf der Unterseite aufgebaut sind, die sekundären Wandverdickungen ausbleiben, wodurch die Hinfälligkeit des Pappus erklärt wird. Diese Tendenz erfaßt auch die keulige Basis des inneren Pappus (Abb. 33 b). In diesem Zusammenhang soll auch der doppelte Pappus der Gattung *Mantisalca* (= *Microlonchus* Cass.) erwähnt werden, der von Briquet (1930 a) ausführlich beschrieben wurde. Die Gestalt des inneren Pappus (Abb. 8 a und b) führte dazu, daß die Gattung *Oligochaeta* (DC.) C. Koch mit *Microlonchus* vereinigt wurde; dieser Irrtum konnte von Briquet durch den unterschiedlichen anatomischen Bau ihrer Achänen geklärt werden. Die Zahl der dem Sklerenchymring inserierten Borsten ist, wie auch in anderen Sippen (z. B. *Centaurea calcitrapa* — Taf. 11, Fig. 17 a—c) bei *Manticalca* sogar innerhalb eines Köpfchens variabel und führte zur Aufstellung der Art „*Microlonchus papposus* Spach" (vgl. auch Wagenitz, 1962). Wiederum werden die adaxialen Borsten zuerst reduziert, so daß häufig nur 1—3 abaxial stehende Borsten persistieren. Ähnlich verhält es sich mit dem inneren Pappus in der Gattung *Oligochaeta*. Der innere Pappus von *Mantisalca* und *Oligochaeta* ist somit im Prinzip innerhalb der Centaureinae keine Besonderheit; einen ähnlichen Sklerenchymring besitzen ja alle Sippen, die über einen doppelten Pappus verfügen (vgl. S. 76).

Der primär einfache Pappus von *Serratula* und der doppelte „Centaurea-Pappus" stehen nicht scharf voneinander abgegrenzt nebeneinander. Besteht zwischen beiden Pappusformen ein phylogenetischer Zusammenhang, so müssen zwei anatomische Veränderungen an den Borsten abgelaufen sein: 1. die

Bildung einer keuligen, basalen Anschwellung auf der adaxialen Seite der innersten Pappusborste einer jeden Schrägzeile; 2. das Ausbleiben der sekundären Wandveränderungen in den abseitigen (dorsalen bzw. abaxialen), langgestreckten und ursprünglich verdickten und verholzten Zellen. Wenn man annimmt, daß die genannten Merkmale während der phylogenetischen Entwicklung nicht gekoppelt in Erscheinung traten, ergeben sich für ihre Ausprägung drei Möglichkeiten, die ich bei meinen Untersuchungen alle nachweisen konnte. In der Gattung *Rhaponticum* zeichnen sich die Borsten der innersten Pappusreihe durch eine keulige Basis aus, aber sämtliche Borsten besitzen nur zentrales Parenchym. In der Sektion *Klasea* der Gattung *Serratula* fehlt der innersten Pappusborstenreihe diese keulige Anschwellung; aber auf der Abseite sämtlicher Borsten zeigen die langgestreckten Zellen nur schwache Sekundärablagerungen an den Wänden, die Verholzung ist gering. In der Sektion *Aetheopappus* der Gattung *Centaurea* wurde ein doppelter Pappus gefunden, der zwar schon die Kombination beider Merkmale aufweist, nur sind die abseitigen Zellen der Borsten des äußeren Pappus noch etwas verdickt und verholzt, auch ist die Basis der innersten Pappusborsten noch schwach, aber doch schon deutlich keulig erweitert (Abb. 3 b; Taf. 8, Fig. 6). In der dieser Sippe nahestehenden Sektion *Hyalinella* ist die Basis der innersten Pappusborstenreihe noch stärker ausgeprägt, auch sind die abseitigen, langgestreckten Zellen der Borsten rein parenchymatisch. Parallel zu diesem Vorgang konnte ich eine allmähliche Verkürzung der Borsten in der inneren Reihe des Pappus feststellen. Während in den Gattungen *Serratula* und *Rhaponticum*, sowie in der Sektion *Aetheopappus* der Gattung *Centaurea* die innerste Borstenreihe mindestens so lang oder länger als die folgenden ist, erreicht sie in der Sektion *Hyalinella* nur noch die halbe Länge der innersten Borstenreihe des äußeren Pappus. In den übrigen Sektionen von *Centaurea* verringert sich die Borstenlänge des inneren Pappus immer mehr.

Betrachtet man die Übersicht der Verbreitung des doppelten Pappus bei den einzelnen Sippen von *Centaurea* s. l. in der Merkmalstabelle, S. 138, so stellt man ein Fehlen des doppelten Pappus nur in der Gattung *Serratula* fest, der einfache Pappus von *Volutaria* ist, wie oben erläutert, sekundärer Natur. Der doppelte Pappus ist also für die Begrenzung der Gattung *Centaurea* nicht geeignet, da er sich in den Gattungen *Amberboa*, *Mantisalca*, *Crupina* und *Cnicus* offensichtlich konvergent entwickelt hat; dafür sprechen, wie auch Briquet (1930 a) hervorhebt, andere karpologische Merkmale, wie z. B. der Bau des Perikarps, das Hilum des Samens und die Behaarung. Von systematischem Wert ist also nur der einfache Pappus für die Gattung *Rhaponticum*, dessen sämtliche Borsten im Unterschied zu den der übrigen untersuchten Gattungen bis auf einen zentralen Parenchymstrang verholzt sind. Von gleichem Wert (Gattungsbegrenzung) ist der doppelte Pappus von *Crupina*, dessen innere Pappusreihe (vgl. S. 83) mit dem Perikarp zu einem apikalen, die Kron-Staubblatt-Röhre tragenden Ring innig verwachsen ist. Die keulige Basis des inneren

Pappus von *Cnicus benedictus* unterscheidet sich im Prinzip nicht von der der Gattung *Centaurea*; durch die charakteristische „Zweihöckrigkeit" (Abb. 12 und 41) erhält man jedoch ein gutes Art- bzw. Gattungsmerkmal.

In der Gattung *Centaurea* kann die Basis des inneren Pappus in begrenztem Maße mit zur Charakterisierung größerer Sippen herangezogen werden (vgl. die Übersicht der Abb. 41). Am weitesten verbreitet ist die gestauchtkeulige Basis des inneren Pappus (Taf. 8, Fig. 2; Abb. 18 b), sie wurde in folgenden Sektionen angetroffen: *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Jacea* s. str., *Lepteranthus* und, wenn auch wesentlich stärker entwickelt, in den Sektionen *Melanoloma* und *Seridia*. Von gleicher Gestalt, aber in den Ausmaßen beträchtlich größer, ist die gestaucht-keulige Basis des inneren Pappus der Sektion *Acrocentron*. In den Sektionen *Hymenocentron*, *Mesocentron*, *Calcitrapa*, *Microlophus* und *Cynaroides* sind die Basen des inneren Pappus stets von gestreckt-keuliger Gestalt (Abb. 25 b). Die flache, keulige Basis, die für die Sektion *Aetheopappus* typisch ist, zeigt Taf. 8, Fig. 6. Auffallend große Ähnlichkeit besitzen die außerordentlich schwach keuligen Basen der inneren Pappus in den Sektionen *Chartolepis* und *Grossheimia* (Abb. 17 b). Zuletzt sei die extrem keulige, fast eiförmige Basis erwähnt, die bei den einjährigen Arten der Sektion *Cyanus* und bei *Centaurea cheiranthifolia* (*Perennes* der Sektion *Cyanus*) gefunden wurde (Abb. 35 a).

Die Form der keuligen Basis des inneren Pappus ist im allgemeinen konstant. Abweichungen wurden nur bei den Arten beobachtet, deren Pappus mehr oder weniger stark reduziert worden ist, wie z. B. bei *Centaurea jacea*, *Centaurea calcitrapa* und *Centaurea squarrosa*. Die Länge der der Basis aufsitzenden Schuppen dagegen kann wie auch ihre Orientierung variieren.

Im Bau der Samen unterscheiden sich die *Centaurea*-Arten, wie Briquet (1930 a) bemerkt, nur geringfügig von den Arten der Gattung *Mantisalca*. Das trifft ohne Zweifel auch für den Bau der Testa zu. Im Rahmen dieser Arbeit wurde jedoch festgestellt, daß das Hilum des Samens von entscheidender Bedeutung für die Begrenzung der Gattung *Centaurea* L. ist.

Auf Grund des Baues und der Orientierung des Funikulus sind in der Subtribus Centaureinae drei verschiedene Hilum-Typen zu unterscheiden (vgl. S. 78). Bei der Betrachtung dieses Merkmals gehe ich von der Gattung *Serratula* aus, da allein in dieser, wie aus Abb. 4 hervorgeht, Übergänge zwischen den Hilum-Typen auftreten. Das Hilum laterale, das die Samen der Sektionen *Serratula* (= sect. *Sarreta* DC.) und *Mastrucium* kennzeichnet, ist durch Übergänge (z. B. *Serratula quinquefolia* — Abb. 4 c) mit dem Hilum basale verbunden, das die Samen der Sektion *Klasea* charakterisiert (Abb. 4 d). Entscheidend für diesen Übergang ist eine starke Einwärtskrümmung (in Richtung Mikropyle) der abaxialen Funikularepidermis, die mit einer Förderung der Epidermisradialwände im Bereich der Mikropyle verbunden ist. Der Funikulus wird durch diesen Vorgang in seinem Durchmesser stark eingeengt; das lateral orientierte Hilum gelangt dadurch in eine basale und zentrale Lage. Unter-

bleibt das Einwärtskrümmen der abaxialen Funikularepidermis und werden trotzdem die Epidermisradialwände in Höhe der Mikropyle gefördert, während diese unterhalb von ihr kurz bleiben, so erhält man ein Hilum caudatum (Abb. 11).

Die Verteilung der drei Hilumtypen in der Subtribus Centaureinae ist aus der Merkmalstabelle auf Seite 138 zu ersehen. Das Hilum laterale ist auf die Gattung *Centaurea* (und zwei Arten der Gattung *Serratula*) beschränkt. Von den untersuchten Sektionen dieser Gattung weichen nur vier ab; es handelt sich einmal um die Sektionen *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.) und *Pseudophaeopappus*, deren Samen wie die der Gattungen *Cnicus* und *Crupina* ein Hilum caudatum ausbilden. In den Sektionen *Cheirolophus* und *Stizolophus* sind die Samen deutlich durch ein Hilum basale gekennzeichnet, das für die übrigen von mir untersuchten Gattungen typisch ist. Da das Hilum laterale im wesentlichen auf die Gattung *Centaurea* beschränkt ist, eignet es sich gut zur Begrenzung dieser Gattung. Eine Variabilität im Bau der drei Hilumtypen konnte nicht festgestellt werden.

Das schon frühzeitig angelegte Hilum basale und das Hilum caudatum sind wahrscheinlich abgeleitete Merkmale, denn ein Vergleich der Samenanlagen von *Centaurea*, die ja ein Hilum laterale entwickeln, mit denen aus der Tribus Heliantheae, z. B. *Cosmos bipinnatus* Cav. (Venkateswarlu, 1941), zeigt Übereinstimmung im Bau und in der Orientierung des Funikulus und der Mikropyle. Daß die Samenanlage der Heliantheae als für die Kompositen primitiv anzusehen ist, erkennt man an der Länge ihres Integumentbündels. Häufig fehlt es völlig oder reicht nur bis ins obere Drittel des Integuments. Das fast immer bis in die Spitze des Integuments reichende Bündel ist nach Netolitzky (1926) und Maheshwari (1950) als abgeleitet anzusehen.

Auf Seite 78 wurde schon darauf hingewiesen, daß der Verlauf des Funikularbündels vom Typ des Hilums abhängig ist. Man vergleiche hierzu auch die Abbildung 4 a—d. Von phylogenetischem Interesse ist der schwach S-förmige Knick des Funikularbündels im Mikropylarbereich von *Serratula coronata*. Untersucht man die einzelnen Sektionen von *Centaurea* auf dieses Merkmal hin, beobachtet man, daß in einigen Sektionen wie z. B. *Aetheopappus*, *Hyalinella*, *Chartolepis* und *Grossheimia* dieser Knick genauso ausgeprägt ist. Man kann aber in der weiteren *Jacea*-Verwandtschaft zum Beispiel feststellen, daß sich dieser Knick im Laufe der Entwicklung immer mehr verliert und in den abgeleiteten Sippen überhaupt nicht mehr nachweisbar ist.

In diesem Zusammenhang muß auch das mediane Basalgefäß erwähnt werden, das bei fast allen bearbeiteten Sippen von *Centaurea* die beiden Dorsalmediani der Achäne verbindet. Nur in einigen Fällen wurde festgestellt, daß die Verbindung zwischen dem adaxialen Dorsalgefäß und dem medianen Basalgefäß unterbrochen ist. Seine allmähliche Reduktion ist in den eng verwandten Gattungen *Amberboa*, *Volutaria* und *Mantisalca* gut zu beobachten. Während bei *Amberboa* und *Mantisalca*, die sich gegenüber *Volutaria* durch mehrere

andere primitive Merkmale auszeichnen, das mediane Basalgefäß dicht an das adaxiale Dorsalgefäß heranreicht und sich dann in orthotrop aufgerichtete, kurze Äste aufgliedert, endet es bei *Volutaria* kurz nach der Abzweigung des Funikularbündels (vgl. Abb. 7 a mit Abb. 6 a und 8 a). Dieselbe Tendenz ist in der Sektion *Cheirolophus* der Gattung *Centaurea* zu beobachten. In den übrigen Sektionen dieser Gattung tritt auch bei abgeleiteten Sippen diese Reduktionstendenz nicht auf. Daß es sich hierbei wirklich um eine Reduktion handelt, kann man erstens daraus entnehmen, daß die Unterbrechung der Gefäße auf der adaxialen Seite, also der für Reduktionstendenzen prädestinierten Seite (vgl. Pappus) einsetzt und zweitens daraus, daß in den Sippen, bei denen die Reduktion noch nicht so stark fortgeschritten ist, gegenüber den abgeleiteteren eine Häufung weiterer ursprünglicher Merkmale anzutreffen ist.

Die Testaepidermis ist bei den Cardueae in relativ gleichförmiger Weise gestaltet und bietet der Systematik keine oder nur zur Ergänzung verwendbare Merkmale. Der aus dem Längen-Breiten-Verhältnis resultierende Testa-Index und in geringem Maße auch die Neigung der Zellen zur Mikropyle haben für die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge der Sippen untereinander und zum Teil auch für die Gruppierung der Arten in der Sektion vor allem ergänzende Bedeutung. Ich konnte feststellen, daß bei abgeleiteten Sippen die Epidermiszellen des Samens außerordentlich schmal sind, d. h. einen hohen Index-Wert besitzen. Auf der anderen Seite sind die Epidermiszellen der Samen von relativ ursprünglichen Sippen durch einen kleinen Testa-Index gekennzeichnet. Diese Zahl ist innerhalb der Centaureinae sehr verschieden; der niedrigste Wert wurde bei *Serratula* in der Sektion *Serratula* (Index: 1,6) gefunden, der höchste Wert wurde in der Gattung *Crupina* festgestellt (Index: 12,0). Bei *Centaurea* wurde der niedrigste Wert in der Sektion *Aetheopappus* (Index: 1,9) ermittelt. Innerhalb einer Sektion schwankt der Index im Durchschnitt um 1,0. In der Sektion *Acrocentron* (8 Arten wurden untersucht) z. B. liegt der Index zwischen 2,9 und 3,6, wobei bei *Centaurea kotschyana*, einer Art, deren innerer Pappus schon reduziert ist und deren Elaiosom schon Tendenzen zu einer Ausdifferenzierung eines Kerns zeigt, der Index 3,6 gemessen wurde.

Für die praktische Arbeit in der Systematik kann der Testa-Index in begrenztem Maße mit herangezogen werden, was am Beispiel von *Centaurea crassifolia* gezeigt werden soll. Einige Autoren stellten diese Art in die Sektion *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.), in der der Testa-Index zwischen 7,5 und 9,8 schwankt. Bei *Centaurea crassifolia* dagegen beträgt dieser jedoch nur 4,2. Diese große Differenz läßt die Richtigkeit der Einordnung in die Sektion zweifelhaft erscheinen (vgl. Seite 145). Die Neigung der Epidermiszellen bzw. der Radialwände zur Mikropyle ist bei niedrigem Index am größten und schwindet mit dessen Ansteigen.

Wie eingangs schon erwähnt wurde, ist die Bezeichnung Elaiosom (Ölkörper) von Sernander (1906) eingeführt worden. Nach der Form der Früchte und Elaiosome faßte er die untersuchten *Amberboa* (= *Volutaria*)- und

Centaurea-Arten im *Amberboa*-Typ zusammen. In der ursprünglichen Funktion der Elaiosome sah Sernander eine Ablösungsvorrichtung, eine Vermutung, die John (1921) durch seine Arbeit über die Ablösungsvorrichtungen der Kompositenfrüchte bestätigen konnte. John stellte außerdem fest, daß *Rhaponticum pulchrum* anstelle eines Elaiosoms ein zentrales Schwammparenchym besitzt, wodurch die Ablösung der Achäne erfolgt. Von Briquet wurde 1930 b auch bei *Crupina* das Fehlen eines basalen Elaiosoms festgestellt; jedoch wird der die Kron-Staubblatt-Röhre tragende apikale Ringwulst, der mit der Basis des inneren Pappus verwachsen ist, von Sernander als Elaiosom bezeichnet, da er ihn für ein Anhängsel des Stylus hält. Briquet schreibt dagegen dem Ringwulst mesokarpalen Charakter zu, was ich durch den Leitbündelverlauf, die Insertion des Pappus und das Trennungsgewebe zwischen Perikarp und Korolle bestätigen konnte (vgl. auch S. 84).

Eine Entscheidung über die Herkunft der Elaiosomgewebe ist außerordentlich schwierig. Betrachtet man zunächst die im Prinzip gleichgestalteten Elaiosome der Gattungen *Amberboa, Volutaria* und *Mantisalca*, die zu denen der Gattung *Centaurea* offensichtlich konvergent entstanden sind, so stellt man zunächst fest, daß ein Trennungsgewebe zwischen Perikarpbasis und dem Elaiosom fehlt. Der mehr oder weniger hakenförmige, der Integumentepidermis anliegende, aus verholzten Zellen zusammengesetzte Fortsatz des adaxialen Karpells setzt sich direkt in das Elaiosomgewebe fort und hebt sich von diesem lediglich dadurch ab, daß seine Zellen sekundär verdickt und verholzt sind. Das abaxiale Karpell dagegen ist an der Bildung des Elaiosoms nicht beteiligt (vgl. Taf. 9, Fig. 5). Eine ähnliche Deutung wurde von Sernander (1906) und Briquet (1930 a) gegeben. Die Elaiosome der Gattung *Centaurea* deutet Bresinsky (1963) als Teile der Blütenhülle, da er der Ansicht ist, daß der unterständige Fruchtknoten appendikularer Herkunft ist (vgl. Takhtajan, 1959). Ich konnte jedoch feststellen, daß die Elaiosome der Früchte durch ein Trennungsgewebe, das sich aus langgestreckten, später verholzenden Zellen zusammensetzt, mit den Karpellbasen verbunden sind. Verfolgt man außerdem die ontogenetische Entwicklung des Blütenbodens mit den daraufsitzenden Achänen, so stellt man zunächst fest, daß der Köpfchenboden unterhalb der Achänen aus einem homogenen, interzellularenfreien Gewebe besteht. Durch das später einsetzende Streckungswachstum bilden sich im gesamten Gewebe des Rezeptakulums Interzellularen aus. Nur unterhalb der Achänen bleibt das Gewebe interzellularenfrei und liefert erst nach der Befruchtung der Samenanlage durch Zellstreckung und in den meisten Fällen durch sekundäre Wandveränderungen die Elaiosome, die nur in den seltensten Fällen bei bestimmten Sippen Interzellularen aufweisen.

Die Entwicklung der Elaiosome geht vom einfachen Schwammparenchym aus und setzt sich über zahnartig geformte, homogene Elaiosomgewebe bis zu Elaiosomen fort, die in einen wellig-textierten, verholzten Kern und einen diesen einhüllenden Parenchymmantel differenziert sind. Da diese Ent-

wicklungstendenz, die in mehreren Verwandtschaftsgruppen der Gattung *Centaurea* gleichgerichtet ist, in manchen Sippen auf einer bestimmten Organisationshöhe abbricht, in anderen jedoch nur noch die Endstadien dieser Entwicklung vorliegen, ist eine verwandtschaftliche Verknüpfung nicht ohne weiteres möglich. Erschwert wird diese Analyse durch reduktive Tendenzen, die zu einer sekundären Vereinfachung der Elaiosome geführt haben. Da eine Variabilität in der Ausprägung der Elaiosome nicht festgestellt werden konnte, lassen sie sich zur Charakterisierung einzelner Sektionen oder Gruppen von Sektionen der Gattung *Centaurea* mit heranziehen. Wie schon erwähnt, fehlen Elaiosome in den Gattungen *Crupina*, *Rhaponticum* und *Serratula*. Die Abbruchstelle der Frucht wird durch ein Schwammparenchym abgeschlossen. In den Sektionen *Cheirolophus*, *Aetheopappus* und *Hyalinella* der Gattung *Centaurea* werden ebenfalls keine Elaiosome entwickelt. Während das Schwammparenchym in der ersten Sektion wie bei *Serratula* ein relativ schwach entwickeltes Interzellularsystem ausbildet, ist dieses bei den letztgenannten außerordentlich stark ausgeprägt (Taf. 9, Fig. 1). Stellt man sich vor, daß sich die Zellen des Schwammparenchyms etwas strecken, so erhält man ein leicht zahnartig geformtes, interzellularenhaltiges Parenchym-Gewebe, das den Elaiosomen der Sektion *Centaurea* gleicht. In den Sektionen *Heterolophus* und *Psephellus* sind die Zellen, die das zahnartige Elaiosom aufbauen (Taf. 9, Fig. 2) noch stärker gestreckt. Die ebenfalls längstextierten, aus wenig gestreckten Parenchymzellen gebildeten Elaiosomgewebe in der Sektion *Acrocentron* weisen keine Interzellularen mehr auf. Bei einigen Arten dieser Sektion wurden Elaiosome beobachtet, die bei parenchymatischer Beschaffenheit in ihrem Zentrum langgestreckte und schwach gewellte Zellen ausbilden. Die hier angedeutete Tendenz zur Ausdifferenzierung eines Elaiosomkernes ist bei den mehrjährigen Arten der Sektion *Cyanus* (außer bei *C. chreiranthifolia*) verwirklicht. Es kommt zu Differenzierungen des Elaiosomgewebes in einen zentralen Kern, der aus gewellten, langgestreckten Zellen mit schwach verdickten und verholzten Zellwänden besteht und einen parenchymatischen, den Kern umschließenden Gewebemantel. Wie Taf. 9, Fig. 3 zu entnehmen ist, sind Kern und Parenchymmantel noch nicht durch eine scharfe Grenze voneinander abgesetzt. Bei den einjährigen Arten dieser Sektion sind die langgestreckten Zellen des verholzten Elaiosomkerns, der ebenfalls eine wellige Textur aufweist, scharf vom parenchymatischen Elaiosommantel abgegrenzt (Taf. 9, Fig. 4); außerdem haben sich die Elaiosome abgerundet, so daß sie im Längsschnitt flach-elliptisch erscheinen. In der weiteren Verwandtschaft von *Jacea* ist eine ähnliche Entwicklung der Elaiosome festzustellen. Die relativ kleinen Elaiosome der Sektionen *Grossheimia* und *Chartolepis* stehen fast auf der gleichen Organisationshöhe. Die der ersten Sektion erinnern noch an die Elaiosome der Sektion *Acrocentron*, jedoch sind die nur wenig wellig angeordneten Zellen des Kerns verholzt und getüpfelt. In den Sektionen *Ptosimopappus*, *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Jacea* s. str., *Lepteranthus*, *Seridia* und *Melanoloma* kann man die kleinen Elaiosome kaum

voneinander unterscheiden; ein mehrschichtiger Parenchymmantel umschließt den deutlich abgesetzten, wellig textierten Kern, der aus langgestreckten, getüpfelten Zellen besteht und deren Wände nur wenig verdickt, aber verholzt sind. Die Zellen des Kerns können zur Basis hin in einen spitzen Zapfen auslaufen, wie er in der Sektion *Melanoloma* besonders stark entwickelt ist. In den Sektionen *Hymenocentron* und *Mesocentron* ist eine starke Reduktion der Elaiosome und besonders ihrer Kerne festzustellen. Während das verhältnismäßig große Elaiosom von *Centaurea melitensis* noch über einen aus wenigen langgestreckten und wellig angeordneten, verholzten Zellen zusammengesetzten Kern verfügt, wird er bei anderen Arten dieser Sektionen bis auf wenige Zellen reduziert (vgl. S. 94), wie es auch in der Sektion *Microlophus* zu beobachten ist (Abb. 27 a und c). Bei den abgeleitetsten Arten dieser Sektion bestehen die äußerst kleinen, abgerundeten Anhängsel nur noch, wie auch die der untersuchten Arten der Sektion *Calcitrapa* aus Parenchymzellen (Taf. 9, Fig. 6). Die auf Ameisenverbreitung hin untersuchten Achänen von Centaurea *eriophora* (sect. *Mesocentron*) besitzen derartig reduzierte Elaiosome, weswegen Sernander auch keine myrmekochore Verbreitung feststellen konnte. Bei *Centaurea kurdica* (sect. *Cynaroides*) waren überhaupt keine Elaiosome mehr nachweisbar. Die Elaiosome von *Cnicus benedictus*, die ebenfalls durch ein Trennungsgewebe von der Perikarpbasis abgegrenzt werden, sind in einen zentralen Kern und einen diesen umhüllenden Parenchymmantel, der allerdings nur wenige Zellagen (2—3) stark ist, differenziert.

Die oben geschilderte Entwicklung der Elaiosome ist nur in der angegebenen Richtung denkbar, da ein Vergleich mit anderen der Reduktion unterliegenden Merkmalen (z. B. Pappus, Exkretionskanäle) eine umgekehrt verlaufende Differenzierung nicht zuläßt.

Auf die Variabilität der anatomischen Merkmale wurde zum Teil schon in der Diskussion hingewiesen. Den Untersuchungen liegen für jede Art im Durchschnitt 15 Achänen mit vollentwickeltem Embryo zugrunde, die verschiedenen Köpfchen und, soweit es möglich war, Pflanzen verschiedener Herkunft entnommen wurden, wodurch modifikativ bedingte Merkmale ausgeschlossen werden sollten. So läßt sich zum Beispiel die Orientierung der Abbruchstelle der Achäne systematisch nur bedingt verwerten, da diese innerhalb eines Köpfchens variieren kann. Ihre im allgemeinen seitliche Orientierung kann bei Achänen, die dem Zentrum des Köpfchenbodens inseriert sind, in eine basale übergehen; in den anatomischen Merkmalen des Perikarps und des Samens konnten jedoch keine Unterschiede festgestellt werden. Genauso verhält es sich mit den in den Gattungen *Serratula* und *Rhaponticum* häufig verschieden gestalteten Achänen eines Köpfchens. Die randständigen, fertilen Achänen können vom Rücken (dorsal abgeflacht) her gestaucht sein, während die Achänen aus der Mitte des Köpfchens von der Seite her abgeflacht sind. Im anatomischen Aufbau konnten keine Abweichungen festgestellt wer-

den. Bei den dimorphen Früchten von *Centaurea solstitialis*, die von KLEINE (1912) beschrieben wurden, konnten keine Unterschiede im anatomischen Aufbau der Achänen ermittelt werden.

Auch der Pappus der Achänen zeigt eine gewisse Variationsbreite. Sie bezieht sich erstens auf die Länge der Borsten und zweitens auf die Reduktion des Pappus. Sie kann bei Achänen eines Köpfchens verschieden stark sein, wie es z. B. bei *Centaurea jacea* und *Centaurea calcitrapa* (siehe S. 97) der Fall ist.

2. Begrenzung der Gattung Centaurea L.

Das System der Gattung *Centaurea* ist im wesentlichen aus den Untersuchungen von CASSINI (1817—1830), DE CANDOLLE (1837), BOISSIER (1875) und HAYEK (1901) hervorgegangen. Kennzeichnend für die Arten dieser Gattung waren vor allem das Vorhandensein steriler Randblüten („heterogame" Köpfchen), die die Involukralblätter abschließenden Anhängsel und ein borstiger, mehrreihiger „doppelter" Pappus. Die Überbewertung dieser Merkmale, besonders des Pappus und der Hüllblattanhängsel, hat in mehreren Fällen zu einem unnatürlichen Zusammenschluß bzw. Abgrenzung geführt. Die daraus resultierenden Fehlschlüsse konnten in neuester Zeit vor allem durch die pollenmorphologischen Untersuchungen von WAGENITZ (1955) richtiggestellt werden.

Aus den vorliegenden anatomischen Untersuchungen der Früchte der untersuchten Sippen von *Centaurea s. l.* haben sich eine Reihe von Merkmalen ergeben, die zur Gattungsbegrenzung mit herangezogen werden können. Die hierfür wichtigen Kriterien sind in der Merkmalstabelle zusammengestellt worden. Die Mehrzahl der Sektionen der Gattung *Centaurea* unterscheidet sich von den übrigen untersuchten Gattungen der Subtribus Centaureinae durch folgende Merkmale:

1. Stark verdicktes und verholztes Perikarp
2. Polsterzellen
3. Einfache, zylindrische Schlauchhaare
4. Eine verholzte Perikarpepidermis mit schräg zur Oberfläche orientierten Querwänden
5. Ein Hilum laterale
6. Elaiosome mit basalem Trennungsgewebe.

In der Merkmalstabelle sind Sektionen der Gattung *Centaurea* aufgeführt, die sich durch Abweichungen von den übrigen Sektionen dieser Gattung unterscheiden. Besonders auffällig sind die Abweichungen der Sektionen *Cheirolophus* und *Stizolophus*. Die Früchte der untersuchten Arten der Sektion *Cheirolophus* zeichnen sich durch parenchymatische Beschaffenheit des Perikarps aus, es fehlen die apikalen Polsterzellen, die völlig abweichend gestaltete Perikarpepidermis trägt keine Schlauchhaare, der Same besitzt ein Hilum basale, und schließlich werden keine Elaiosome an der Basis der Achäne gebildet.

Merkmalstabelle für die untersuchten

Merkmale / Sippen	1 Perikarp: größtenteils unverholzt	1 Perikarp: völlig verholzt	2 Polsterzellen: fehlen	2 Polsterzellen: vorhanden	3 Perikarpepidermis: unverholzt	3 Perikarpepidermis: verholzt	3 Perikarpepidermis: Radialwände rechtwinklig	3 Perikarpepidermis: Radialwände schräg	4 Schlauchhaare: fehlen	4 Schlauchhaare: kurz u. zugespitzt	4 Schlauchhaare: zylindrisch	4 Schlauchhaare: mit Stielzelle
Serratula	+		+		+		+		+			
Rhaponticum	+		+		+		+		+			
Amberboa	+		+		+		+					+
Volutaria	+			+	+		+					+
Mantisalca	+		(+)		+		+		+			
Crupina	+		+		+		+			+		
Cnicus		(+)		+		+		+			+	
*Centaurea**)		+		+		+		+			+	
Abweichungen (*Centaurea*)												
sect. *Aetheopappus*	+			+		+		+			+	
sect. *Hyalinella*		+		+		+		+			+	
sect. *Grossheimia*		+		+		+		+			+	
sect. *Chartolepsis*	+			+		+		+			+	
sect. *Pseudophaeopappus*		+	?			+		+	?			
sect. *Centaurea*	+		+		+			+	+			
sect. *Stizolophus*	+		+			+	+		+			
sect. *Cheirolophus*	+		+			+	+		+			

*): Die meisten Sektionen der Gattung

(+): Merkmal nur undeutlich ausgeprägt

Hinzu kommt noch, daß das basale Mediangefäß ähnlich wie in der *Amberboa*-Verwandtschaft mit dem adaxialen Dorsalmedianus nur unvollständig, zum Teil gar nicht verbunden ist. Die Spalte 8 zeigt die in den bearbeiteten Sippen verbreiteten Pollentypen. In der Sektion *Cheirolophus* kommt nur der *Serratula*-Typ vor, der für die Gattung *Centaurea* nicht typisch ist. Eine Ausnahme machen nur die Arten der Sektion *Plectocephalus*, deren Samen sich jedoch durch ein Hilum basale auszeichnen und deren Früchte ein nur parenchymatisches Perikarp entwickeln, wodurch ihre Stellung in der Gattung *Centaurea* fraglich erscheint (vgl. S. 145). Ähnlich stark sind die Abweichungen in der Sektion *Stizolophus*. Zu den für die Sektion *Cheirolophus* aufgeführten Abweichungen treten hier noch die eigenartig gestalteten Elaiosome, denen ein basales Trennungsgewebe zwischen Elaiosom und Perikarpbasis fehlt. Nach diesen Ergebnissen erscheint es zweifelhaft, daß die Stellung dieser Sippen in

Sippen der Subtribus Centaureinae.

5 Pappus				6 Hilum		7 Elaiosom			8 Pollentyp		
einfach	doppelt	zentrales Parenchym	dorsales Parenchym	laterale	caudatum	basale	fehlt (Sternparenchym)	mit basalem Trenngewebe	ohne basales Trenngewebe	Crup.	Serr.	Cent.	Dealb., Jac., Scab., Cyan., Mont.
+		+	+	+		+	+				+		
	+	+				+	+				+		
	+		+			+			+		+		
(+)			+			+			+		+		
	+		+			+			+		+		
	+		+		+		+			+			
	+		+		+			+					+
	−		+	+				+					+
	+	(+)	+	+			+						+
	+		+	+			+						+
	+		+	+				+					+
	+		+	+				+					+
	−		−		−		?						+
	+		+		+			+				+	
	+		+			+			+			+	
	+		+				+				+		

?: Merkmal nicht eindeutig nachweisbar (Herbarmaterial)

der Gattung *Centaurea* natürlich ist. Die Sektion *Stizolophus* wird bereits bei Tzvelev in der Flora URSS (1963) wieder als Gattung geführt. Weitere anatomische und systematische Untersuchungen sind jedoch noch nötig, um eine Umstellung zu rechtfertigen.

Die untersuchten Arten der von Hayek (1927) neu begrenzten Sektion *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.), die auch im Habitus eine gut umgrenzte Sippe darstellt, zeichnen sich auch durch einen abweichenden anatomischen Bau ihrer Achänen aus: Die Zellen des Perikarps bleiben größtenteils unverholzt, Polsterzellen und Haare werden nicht angelegt, und der Same besitzt ein Hilum caudatum. Obwohl die hauptsächlich unverholzte Perikarpepidermis und das Elaiosom mit dem basalen Trennungsgewebe Ähnlichkeiten mit den übrigen Sektionen der Gattung *Centaurea* zeigen, steht die Sektion *Centaurea* in der Gattung sehr isoliert. Die große Pollenform des *Centaurium*-Typs ist ebenfalls auf diese Sektion beschränkt.

Die Untersuchungen von Bohlmann, Postulka und Ruhnke (1958) über die Polyine der Gattung *Centaurea* haben ergeben, daß die drei untersuchten Arten der Sektion *Centaurea* (*C. ruthenica* Lam., *C. tagana* Brot. und *C. alpina* L.) kein Tetrain-dien, das in den übrigen untersuchten Sektionen der Gattung *Centaurea* verbreitet ist, dafür aber relativ hohe Konzentrationen anderer Polyine enthalten.

Die isolierte Stellung der ca. 10 Arten der Sektion *Centaurea* äußert sich auch in ihrer Verbreitung (Hayek, 1927). Das oft sehr kleine und disjunkte Areal mehrerer Arten deutet darauf hin, daß es sich nur noch um Reliktvorkommen derselben handelt.

Eine Abtrennung der Sektion *Centaurea* von den übrigen Sektionen der Gattung — dafür sprechen die obengenannten Merkmale — hätte schwerwiegende, nomenklatorische Änderungen zur Folge, da der Gattungsname *Centaurea* dann nur noch für die Sektion *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.) gültig wäre. Für die übrigen Sektionen müßten dann, entsprechend ihrer natürlichen Zusammengehörigkeit, andere Gattungsnamen eintreten.

Auffallende Übereinstimmung dagegen herrscht im anatomischen Bau der Achänen zwischen *Cnicus benedictus*, der einzigen Art dieser Gattung und der Gattung *Centaurea*. Unterschiede sind vor allem im Bau des Hilums (Hilum caudatum) und des Perikarps festzustellen. Letzteres ist durch die aus stark verdickten und verholzten Zellen aufgebauten Längsrippen und das dazwischen liegende Parenchymgewebe charakterisiert. Die Polsterzellen, das Elaiosom, der gleiche Haar- und Pollentyp (*Jacea*-Typ) sprechen für eine enge Beziehung zur Gattung *Centaurea*.

Spalte 5 der Merkmalstabelle veranschaulicht das Vorkommen des einfachen bzw. doppelten Pappus. Daraus wird ersichtlich, daß der doppelte Pappus nach der in dieser Arbeit gegebenen Definition (S. 76) für die Begrenzung der Gattung *Centaurea* ohne Wert ist. Für die Gattung *Serratula* dagegen ist der einfache Pappus für die Gattungsbegrenzung mit verwendbar, da der von *Volutaria* sekundär einfach ist (vgl. S. 82). Der doppelte Pappus von *Rhaponticum* besteht aus Borsten mit zentralem Parenchym. Die Kombination dieser beiden Merkmale kann ebenfalls zur Charakterisierung dieser Gattung mit herangezogen werden.

Prüft man die Sippen, deren Samen über ein Hilum basale verfügen, auf ihren Pollentyp hin, so stellt man fest, daß alle diese Sippen Pollen vom *Serratula*-Typ besitzen. Das trifft auch für *C. tweediei* und *C. americana* (sect. *Plectocephalus*) zu. Eine Ausnahme macht nur *C. balsamita*, deren Pollen (kleine Form des *Centaurium*-Typs) jedoch dem *Serratula*-Typ nahesteht.

In diesem Zusammenhang soll auch der systematische Wert der Hüllblattanhängsel erörtert werden. Wie eingangs schon erwähnt, führte die Überbewertung dieses Merkmals zu einer Zusammenstellung nicht miteinander verwandter Arten, möglicherweise sogar verschiedener Gattungen. Wie Wagenitz (1955) an mehreren Beispielen gezeigt hat, kommen die runden, hyalinen, ganz-

randigen oder am Rande etwas eingerissenen Anhängsel aus der Sektion *Phalolepis* der Gattung *Centaurea* auch in anderen Sektionen dieser Gattung und in anderen Gattungen der Subtribus vor. An einigen nicht miteinander verwandten Sippen mit derartig geformten Hüllblattanhängseln konnte ich Unterschiede auch im Bau der Achänen feststellen (bei *Centaurea* sect. *Phalolepis*, *Jacea* s. str., *Chartolepis* und in der Gattung *Rhaponticum*). Eine Gemeinsamkeit verbindet jedoch die Achänen dieser Sippen miteinander, nämlich die gleichen Reduktionserscheinungen (z. B. das Fehlen von Exkretionskanälen, Reduktionserscheinungen im Pappusbereich und der Elaiosome). In der Sektion *Jacea* s. str. besitzt als einzige nur *Centaurea jacea* derartige Hüllblätter und im Bau der Achäne zeigen sich nur bei dieser Art die genannten Reduktionserscheinungen. Es ist deshalb anzunehmen, daß die runden, mehr oder weniger ganzrandigen und hyalinen Anhängsel eine Reduktionsform darstellen.

Durch die zahlreichen, in vielen Sippen konvergent entstandenen Anhängseltypen ist es nicht möglich, dieses Merkmal zur Begrenzung der Gattung *Centaurea* heranzuziehen; es läßt sich allenfalls zur Charakterisierung der Sektionen verwenden.

Auch das dritte Merkmal, das Vorhandensein steriler Randblüten, ist kein eindeutiges, die Gattung *Centaurea* begrenzendes Merkmal; denn in den anderen Gattungen dieser Subtribus (z. B. *Amberboa*, *Volutaria*, *Mantisalca*, *Crupina* und *Cnicus*) werden sterile Randblüten ebenfalls ausgebildet. Beachtenswert ist das Vorkommen der primitiveren heterogamen Köpfchen (Cronquist, 1955) in der Sektion *Mastrucium* der Gattung *Serratula*. In allen anderen Sektionen dieser Gattung fehlen sterile Randblüten.

3. Verwandtschaftsbeziehungen der Sippen

Eine Untersuchung der Entwicklungsreihen und ihres möglichen Ursprungs innerhalb der Gruppe macht es notwendig, sich über die primitiven Merkmale derselben klar zu werden. Diese ergeben sich aus den im folgenden noch einmal zusammengefaßten Entwicklungstendenzen, die an den Früchten aller untersuchten Sippen zu beobachten waren:

1. Zunehmender Verholzungsgrad und Schwinden des Interzellularsystems im Perikarpgewebe.
2. Reduktion der Exkretionskanäle und der Gerbstoffeinlagerungen.
3. Bildung von zunächst ein- und später zweischichtigen Polsterzellen.
4. Zunehmende Verholzung der Perikarpepidermis mit allmählicher Schrägorientierung ihrer Radialwände bei gleichzeitigem Schwinden der Kutikula.
5. Zunehmende Behaarung des Perikarps.
6. Übergang vom einfachen zum doppelten Pappus; ein allmähliches Erstarken der Basis des inneren Pappus einerseits wie auch eine Reduktion des gesamten Pappus andererseits.

7. Umbildung parenchymatischer, interzellularenhaltiger Ablösungsgewebe in in Kern und Parenchymmantel differenzierter Elaiosome und deren allmähliche Reduktion zu sekundär einfachen, parenchymatischen Ablösungsgeweben.
8. Umwandlung des Hilum laterale in ein Hilum basale und in ein Hilum caudatum.
9. Von der adaxialen Seite her einsetzende Reduktion des medianen Basalgefäßes.
10. Ansteigen des Zellindexes der Testaepidermis.

Danach sind folgende Merkmale innerhalb dieser Gruppe als primitiv zu bezeichnen:

1. Perikarp größtenteils parenchymatisch und interzellularenhaltig.
2. Perikarpepidermis parenchymatisch mit rechtwinklig zur Oberfläche orientierten Querwänden, ohne apikale Auswölbungen und mit starker Kutikula.
3. Polsterzellen fehlen.
4. Krönchen am Rande aufgerichtet.
5. Behaarung fehlt.
6. Bis in die Korolle und den Stylus hinein zu verfolgende Exkretionskanäle.
7. Gerbstoffeinlagerungen im Perikarp.
8. Einfacher Pappus, dessen verholzte Borsten einen zentralen Parenchymstrang ausbilden.
9. Basales, undifferenziertes, nicht über die Karpellbasen hinausragendes Ablösungsgewebe (Sternparenchym).
10. Hilum laterale.
11. Testaepidermis mit niedrigem Index.

Vereinigt man diese Merkmale, um eine dem Ausgangspunkt der Entwicklungsreihen möglichst nahestehende Sippe zu finden, so zeigt sich, daß die Sektion *Mastrucium* der Gattung *Serratula* dieser hypothetischen Ursprungsform weitgehend entspricht. Diese Annahme wird erstens durch die Variabilität in der Ausprägung des Hilums bekräftigt, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Samenanlage in dieser Gattung und nur in dem genannten Merkmal variabel ist und zweitens durch den Pollentyp (*Serratula*-Typ), der nach Wagenitz (1955) als Grundform anzusehen ist, von der sich die anderen Typen ableiten lassen.

Bei einer graphischen Darstellung käme bei Berücksichtigung der Entwicklungstendenzen ein „stammbuschartiges" Bild zustande, an dessen Basis sich die Gattung *Serratula* (sect. *Mastrucium*) befindet, die früher wahrscheinlich viel umfangreicher und vielgestaltiger war als die rezenten, mehr oder weniger abgeleiteten Reliktgruppen. Von dieser „Ursprungsgattung" nehmen 6 (7) Hauptzweige ihren Ausgang: (1) *Amberboa-Volutaria*, (2) *Rhaponticum*, (3) *Cheirolophus*, (4) *Stizolophus*, (5) *Centaurea* s. str. und (6) *Crupina*. Der *Centaurea*-Zweig (5) gliedert sich wiederum in mindestens 5 Zweige auf, die

nach der jeweils primitivsten und abgeleitetsten Sippe bezeichnet werden: (5 a) *Centaurium*, (5 b) *Aetheopappus-Psephellus*, (5 c) *Cyanus*, sicherlich eine Abzweigung von (5 b), (5 d) *Acrocentron*, (5 e) *Grossheimia-Chartolepis*, (5 f) *Jacea-Seridia* und von letzterer abzweigend (5 g) *Hymenocentron-Calcitrapa*.

Die Möglichkeit, daß der *Centaurea*-Zweig (5) sich von einem der anderen Äste herleitet, ist unwahrscheinlich, da diese entwicklungsgeschichtlich jünger sind, was sich vor allem in der Reduktion des Exkretionssystems, in der Spezialisierung des Pappus und in der Haarbildung ausdrückt. Außerdem besitzen die Achänen in den Zweigen (1)—(4) und (6) entweder ein Hilum basale oder caudatum (vgl. S. 137 und Merkmalstabelle). Auch der *Centaurium*-Zweig (5 a), der verschiedentlich (z. B. von Hayek, 1901; 1927) wegen des wenig differenzierten Baus des Involukrums als ursprünglich bezeichnet wurde, kann nicht als Ausgangspunkt für die übrigen *Centaurea*-Zweige angesehen werden. Mehrere abgeleitete anatomische Merkmale der Achänen (Reduktion der Exkretionskanäle, ein schon stark ausgeprägter doppelter Pappus, ein Hilum caudatum und der hohe Testa-Index von 8—10) deuten darauf hin, daß die Arten dieser Sektion sich frühzeitig in einem blind endenden Seitenzweig von *Centaurea* abgesondert haben. Frühzeitig deshalb, weil auch mehrere ursprüngliche Merkmale, wie zum Beispiel die parenchymatische Beschaffenheit des Perikarps und das Fehlen von Haaren zu beobachten sind. Der abgeleitete Charakter kommt auch in der meist gelben Blütenfarbe zum Ausdruck, die in anderen Sippen ebenfalls mit abgeleiteten anatomischen Merkmalen der Achäne gemeinsam auftritt, wodurch die Ansicht von Cronquist (1955) unterstützt wird, daß die gelbe Blütenfarbe der Cardueae wahrscheinlich sekundärer Natur ist. Die isolierte Stellung wird außerdem im Pollentyp (*Centaurium*-Typ), der dem *Serratula*-Typ am nächsten steht und durch die für die Gattung *Centaurea* ungewöhnliche Chromosomengrundzahl (x = 15) deutlich.

Serratula

Wie die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben (vgl. S. 79—80), ist diese etwa 50 Arten umfassende Gattung im Bau und der Morphologie ihrer Achänen sehr vielgestaltig. Als gemeinsames Merkmal ist lediglich der primär einfache Pappus hervorzuheben. Die Unterschiede zwischen den Sektionen *Serratula* (= sect. *Sarreta* DC.) und *Mastrucium* einerseits und vor allem der Sektion *Klasea*, der artenreichsten der Gattung, andererseits, spiegeln sich auch in anderen Merkmalen wider. *S. quinquefolia* der Sektion *Klasea* nimmt in den anatomischen Merkmalen ihrer Achänen in bezug auf die Sektionen *Mastrucium* und *Klasea* eine Zwischenstellung ein, wobei jedoch die Mehrzahl dieser Merkmale auf die erste Sektion hinweist, was sich auch in der Gestalt der Achänen ausdrückt (vgl. Taf. 11, Fig. 1 und 2). Zu den ersten beiden Sektionen (*Serratula* und *Mastrucium*) gehören Kräuter mit heterogamen wie auch homogamen Köpfchen, die in doldentraubigen Infloreszenzen angeordnet und deren Köpfchenstiele beblättert sind. Die in der Sektion *Klasea* vorherrschenden Pflanzen

dagegen tragen auf einem mehr oder weniger unbeblätterten Stengel ein großes, homogames Köpfchen. Auch in den Chromosomenzahlen sind bedeutende Unterschiede festgestellt worden. Die Zählungen von Skalinska (1959) ergaben für *S. tinctoria* (sect. *Serratula*) x = 11 und die von Baksay (1956) für *S. radiata* (sect. *Klasea*) x = 15.

(1) Amberboa-Volutaria-Zweig

Dieser Zweig setzt sich aus den Gattungen *Mantisalca* (= *Microlenchus*), *Amberboa* und *Volutaria* zusammen. Auf die engen Beziehungen zwischen diesen Gattungen, die sich im anatomischen Bau und der Morphologie ihrer Achänen (besonders in den grubenförmigen Vertiefungen und der lippenartigen Basis des Perikarps sowie den Elaiosomen) ausprägen, hat schon Briquet (1930 a) hingewiesen. Die Anordnung der drei Gattungen darf nicht linear gedacht werden, obwohl einige Merkmalstendenzen wie zum Beispiel die allmähliche Reduktion des medianen Basalgefäßes und der Exkretionskanäle dazu verleiten könnten. Die Achänen der Gattung *Amberboa* besitzen die meisten primitiven Merkmale. Die der Gattung *Mantisalca*, die mehrere abgeleitete Merkmale aufweisen (z. B. den doppelten, reduzierten Pappus), sind jedoch im Gegensatz zu denen der vorigen Gattung noch unbehaart, woraus geschlossen werden kann, daß sich *Mantisalca* frühzeitig als ein Nebenast weiterentwickelt hat. Die abgeleitetste Sippe ist *Volutaria*; das läßt sich unter anderem eindeutig an den basalen Exkretionskanalrudimenten und am Verlust des inneren Pappus erkennen. Trotz der gemeinsamen Merkmale sind die drei Gattungen gut gegeneinander abgegrenzt. Die Gattung *Mantisalca* ist durch den eigentümlich gestalteten Pappus (vgl. Abb. 8 und Taf. 8, Fig. 8), durch die Gestalt der Apikalplatte und das Fehlen von Haaren gut gekennzeichnet. Die übrigen beiden Gattungen, die von De Candolle (1837) nur als zwei Sektionen in der Gattung *Amberboa* zusammengefaßt wurden, müssen, wie Cassini (1817—1830) es tat, als getrennte Gattungen angesehen werden. Dafür sprechen sowohl der verschiedenartige Bau des Involukrums und der Blüten, als auch der in vielen Merkmalen unterschiedliche anatomische Bau der Früchte (vgl. Abb. 6 und 7). Die beiden Sippen sind auch geographisch gut voneinander getrennt. Während die Gattung *Amberboa* im Kaukasus und in Persien vorkommt, sind die Arten von *Volutaria* hauptsächlich auf Nord-Afrika beschränkt. Die Zweiteilung wird durch die Pollenmorphologie bestätigt. Bei *Amberboa* herrscht die B-Form und bei *Volutaria* die A-Form des *Serratula*-Typs vor.

(2) Rhaponticum-Zweig

Die mit *Leuzea* DC. offensichtlich nahe verwandte, auf der Nordhalbkugel in stark disjunkten Arealen verbreitete, ca. 15 Arten umfassende Gattung zeigt im anatomischen Bau ihrer Achänen eine große Ähnlichkeit zur Gattung *Serratula*. Die Borsten des bereits doppelten Pappus besitzen wie bei *Serratula*

coronata (sect. *Mastrucium*) noch einen zentralen Parenchymstrang. Die stets horizontal orientierte Apikalplatte der Achänen, der hohe Testaindex der Samen (5,0—5,5), sowie der völlige Verlust der Exkretionskanäle sprechen jedoch dafür, daß die Arten dieser Gattung *Serratula* und einigen Sippen der Gattung *Centaurea* (z. B. *Aetheopappus*) gegenüber abgeleitet sind, was sich auch in den homogamen Köpfchen und in der für diese Gattung allerdings seltenen, gelben Blütenfarbe von *Rhaponticum integrifolium* Winkl. auszudrücken scheint.

(3) Cheirolophus-Zweig
(*Centaurea* sect. *Cheirolophus*)

Auf Seite 137 wurden bereits die Merkmale angeführt, die gegen die Einordnung in die Gattung *Centaurea* s. str. sprechen (vgl. Merkmalstabelle, S. 138), die jedoch die enge Beziehung zur Gattung *Serratula* deutlich werden lassen. Die Vielzahl gemeinsamer primitiver Merkmale mit der Gattung *Serratula* deutet darauf hin, daß diese Sippe der Gattung *Serratula* näher steht als der Gattung *Centaurea*. Daraus erklärt sich auch ihre disjunkte Verbreitung. Auf der anderen Seite findet man zahlreiche abgeleitete Merkmale, wie zum Beispiel den doppelten Pappus, der wie die Exkretionskanäle einer fortdauernden Reduktion unterliegt. Die stark verholzten Stengel der kandelaberartigen Sträucher aus dem südwestlichen Europa, Nordwestafrika und Makaronesien haben als ein abgeleitetes Merkmal zu gelten (Cronquist, 1955), da das für Kräuter charakteristische, große Mark, wie ich an Hand von Stengelquerschnitten feststellen konnte, in ihnen noch erhalten geblieben ist.

Die auf Malta endemische, halbstrauchige *Centaurea crassifolia,* die vor allem wegen ihrer undifferenzierten Hüllblätter der Sektion *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.) zugerechnet wurde, besitzt, wie Wagenitz (1955) nachweisen konnte, als einzige Art dieser Sektion einen abweichenden Pollentyp (*Serratula*-Typ). Außerdem fehlt den Hüllblättern der für diese Sektion typische hyaline Saum. Auf Grund des abweichenden Habitus wurde sie von Fiori (1904) in eine eigene Sektion *Palaeotypus* gestellt. Der anatomische Bau der Achänen zeigt jedoch weitgehende Übereinstimmung mit den Arten der Sektion *Cheirolophus*, die sich auch in der Morphologie der Früchte ausdrückt. Man vergleiche hierzu die unregelmäßig gezähnte Perikarpbasis auf Taf. 11, Fig. 9 und 10.

Die mir erst nach Abschluß der Untersuchungen zur Verfügung stehenden Achänen von *Centaurea tweediei,* einer südamerikanischen Steppenpflanze (Brasilien), konnten nur an wenigen Handschnitten untersucht werden. Die Achänen dieser Art weichen durch ihre Behaarung und das deutlich entwickelte Elaiosom an der völlig anders gestalteten Abbruchstelle von den übrigen Arten dieser Sektion ab. Ein Vergleich mit *Centaurea americana* (sect. *Plectocephalus*) ergibt eine große Übereinstimmung, sowohl im Bau und der Morphologie der Achänen, als auch im Habitus und in der Gestalt der Hüllblattanhängsel. Die enge Beziehung von *Centaurea tweediei* zur Sektion *Plectocephalus* wird durch

die geographische Verbreitung ihrer Arten unterstützt. *Centaurea americana* ist in Mexiko und den angrenzenden Gebieten der Vereinigten Staaten, die übrigen Arten sind in Chile verbreitet. Außerdem kommen noch zwei Arten (*C. abyssinica* Boiss. und *C. varians* A. Rich.) in Abessinien vor.

(4) Stizolophus-Zweig
(*Centaurea* sect. *Stizolophus*)

Die einjährigen, gelbblütigen Arten dieser Sektion wurde bereits von Cassini in der Gattung *Stizolophus* vereinigt. Ihres doppelten Pappus wegen rechnete man sie später zur Gattung *Centaurea*. In der Flora URSS (1963) wurde die Gruppe dann von Tzvelev auf Grund der kahlen Staubblätter, der stark verlängerten Staminodien der Randblüten und der unbehaarten Achänen wieder als eigene Gattung geführt. Der Pollentyp, es wurde von Wagenitz (1955) bei allen fünf Arten die kleine Form des *Centaurium*-Typs ermittelt, spricht dafür, daß er sich unabhängig von der großen Form desselben Typs (bei *Centaurea* sect. *Centaurium* DC.) aus dem *Serratula*-Typ entwickelt hat. Die anatomischen Untersuchungen der Achänen von *Centaurea balsamita* haben ebenfalls gezeigt, daß eine Beziehung nur zur Gattung *Serratula* besteht, und daß ihre Stellung in der Gattung *Centaurea* sehr zweifelhaft erscheint: man vergleiche hierzu die Merkmale beider Sippen auf der Merkmalstabelle. Die typisch gestalteten Elaiosome sind ein weiteres Kriterium für die Natürlichkeit dieser Sippe (Abb. 9 a und d).

(5 a) Centaurium-Zweig
(*Centaurea* sect. *Centaurea*)

Die für diese Sektion bezeichnenden anatomischen Merkmale der Achäne und die sich daraus ergebenden verwandtschaftlichen Beziehungen wurden schon auf Seite 139 und 143 ausführlich behandelt. Der abweichende Bau der Achänen von *Centaurea crassifolia* Bertol. wurde bereits beim *Cheirolophus*-Zweig (3) erörtert. Der Habitus dieser Pflanze, es handelt sich um einen relativ niedrigen, kandelaberartigen Halbstrauch mit gedrängt stehenden, spateligen und ganzrandigen Blättern, steht ebenfalls im Widerspruch zu den hochwüchsigen, ausdauernden Kräutern der Sektion *Centaurea*, deren kahle Blätter meist fiederteilig und am Rande scharf gezähnt sind.

(5 b) Aetheopappus-Psephellus-Zweig

Dieser *Centaurea*-Zweig (5) besteht bisher aus den Sektionen *Aetheopappus* und *Hyalinella* sowie aus den Sektionen *Heterolophus* und *Psephellus*. Nach der Fruchtmorphologie der Achänen muß auch die Sektion *Odontolophus* (Cass.) DC. hier angeschlossen werden. Diesen Sippen sind folgende Merkmale gemeinsam: Die mittleren Hüllblätter dieser ausdauernden, im Habitus ähnlichen Kräuter tragen meist deutlich abgesetzte, bräunlich-hyaline, am Rande

fransig-gewimperte Anhängsel und trichterförmig erweiterte Randblüten mit Staminodien. Das Hauptverbreitungsgebiet dieser Sippen, die sich alle durch den gleichen Pollentyp (*Dealbata*-Typ; WAGENITZ, 1955) auszeichnen, liegt im Kaukasus und den angrenzenden Gebirgen Vorderasiens.

Nach der Morphologie der Früchte lassen sich zwei Achänen-Typen unterscheiden. Der erste, auf die beiden ersten Sektionen beschränkte Typ zeichnet sich durch länglich-eiförmige, äußerst zerstreut behaarte, im Querschnitt schwach vierkantige Achänen aus, deren kleine, seitliche Abbruchstelle von keinem Elaiosom abgeschlossen wird und deren oft rötliche, am Rande gefiederte Pappusborsten mindestens so lang wie die Achäne werden (Taf. 11, Fig. 3). Der bei den übrigen Sektionen verbreitete Achänen-Typ (Taf. 11, Fig. 5) ist dagegen durch basale, zahnartige Elaiosome gekennzeichnet, die aus einer von rechtwinklig zueinander stehenden Karpellbasen gebildeten Abbruchstelle herausragen. Weiterhin ist er durch einen meist im Uhrzeigersinn tordierten Pappus, der selten länger als 2 mm lang wird, charakterisiert. Auf Grund der Anatomie der Früchte lassen sich die einzelnen Sektionen gut gegeneinander abgrenzen, obwohl zwischen ihnen deutliche Zusammenhänge bestehen, die sich vor allem auf den Bau der Apikalplatte, den Pappus und die Elaiosome beziehen.

Die Sektion *Aetheopappus* wurde von CASSINI (1827) auf Grund des scheinbar einfachen und fedrigen Pappus wie auch in neuester Zeit von SOSNOWSKY (in der Flora der URSS, 1963) als eigene Gattung geführt. Ein doppelter Pappus ist, obwohl er allein für die Gattungsbegrenzung von *Centaurea* keine Bedeutung hat, an Hand von Längsschnitten durch die Achänen eindeutig nachweisbar. Die anatomischen Merkmale der Achäne (Merkmalstab.) sprechen jedoch dafür, diese Sippe in der Gattung *Centaurea* L. zu belassen, in die sie auch DE CANDOLLE (1837) gestellt hatte. *Centaurea pulcherrima* s. l. (sect. *Aetheopappus*) ist in bezug auf die hier untersuchten Merkmale die bei weitem primitivste, bzw. der Gattung *Serratula* (sect. *Mastrucium*) am nächsten stehende Art der Gattung *Centaurea*, was sich z. B. im Bau der Borsten des doppelten Pappus, im geringen Verholzungsgrad des Perikarps, im niedrigen Testaindex (2,0) und im Fehlen eines Elaiosoms ausdrückt. Die noch am Rande aufgerichtete Apikalplatte trägt eine Vielzahl noch unregelmäßig angeordneter Polsterzellen, unter denen eine 2- bis 3schichtige Hypodermis liegt. In der Sektion *Hyalinella* dagegen ist die ähnlich geformte Basis des inneren Pappus schon wesentlich stärker ausgeprägt, und die Schuppen desselben sind nur noch halb so lang wie die innersten Borsten des äußeren Pappus. Die Polsterzellen auf der mehr oder weniger horizontal orientierten Apikalplatte sind gleichmäßig gestaltet; das Perikarp ist besonders im oberen Bereich der Achäne stark verholzt. Die Ablösung der Achäne vom Köpfchenboden erfolgt wie in der Sektion *Aetheopappus* durch ein stark interzellularenhaltiges Sternparenchym (Taf. 9, Fig. 1). Wie oben bereits erwähnt wurde, drückt sich die enge Verwandtschaft der beiden Sektionen auch in der Form ihrer Achänen aus.

Die Achänen der Sektionen *Heterolophus* und *Psephellus* besitzen stark verholzte Perikarpien. Gemeinsam sind ihnen außerdem die gleichgestalteten, zahnartigen Elaiosome (Taf. 9, Fig. 2), bestehend aus einem undifferenzierten, von Interzellularen durchzogenen Parenchymgewebe. Ebenso verfügen beide über gut entwickelte Exkretionskanäle, wie sie auch für alle untersuchten Sippen dieses Zweiges typisch sind. Kennzeichnend für die Sektionen *Heterolophus* und *Psephellus* ist jedoch der apikale Perikarpbereich mit den Polsterzellen. In der ersten Sektion sind der horizontal orientierten, am Rande kantigen Apikalplatte in einer Zellage große Polsterzellen aufgelagert (Abb. 32 a und b). In der Sektion *Psephellus* dagegen ist die Apikalplatte am Rande stark abgerundet und trägt einschichtig angeordnete Polsterzellen, deren Radialwände nur wenig länger als die Tangentialwände werden (Abb. 33 a und Taf. 8, Fig. 9). Diese durch Reduktion bedingten Veränderungen machen sich auch im Bau des Pappus bemerkbar, die in den Zellen seiner Borsten vor allem auf einer Unterdrückung der sekundären Wandveränderungen beruhen. Man vergleiche hierzu Abbildung 32 c mit Abbildung 33 b. Auf letzterer sind die Reste der keuligen Basis des inneren Pappus noch deutlich nachweisbar. Bei *Centaurea dealbata* (sect. *Psephellus*) ist der innere Pappus bis auf wenige verholzte Zellen reduziert. Diese Tatsache führte dazu, daß die Sektion *Psephellus* von Boissier als eigene Gattung von *Centaurea* getrennt wurde. Ob die Arten der Sektion *Psephelloideae* (Boiss.) D. Sosn., die sich von denen der Sektion *Psephellus* nur durch den doppelten Pappus unterscheiden, wirklich eine natürliche Sippe darstellen, ist auf Grund dieser Ergebnisse ungewiß.

Die ca. 10 Arten der Sektion *Heterolophus* sind gegen die der Sektion *Psephellus* auch durch den Blütenbau (z. B. durch das Fehlen von Staminodien) und durch den Habitus (z. B. durch die mehr oder weniger niederliegenden, aus den Achseln der Rosettenblätter hervorgehenden, einköpfigen Stengel) gut abgegrenzt. Die aufgeführten Merkmale sprechen dafür, diese Sippe, die bei Cassini (1827) den Rang einer Gattung und in der Flora URSS (1963) den einer Untergattung führt, als Sektion zu bezeichnen (vgl. S. 156).

(5 c) Cyanus-Zweig

Die anatomischen Untersuchungen der Achänen haben zwei deutlich zu unterscheidende Typen ergeben, die der Einteilung von Stefanoff und Georgieff (1931) in *Perennes* Boiss. und *Annuae* Boiss. entsprechen. Abweichende Merkmale konnten lediglich bei *Centaurea cheiranthifolia* festgestellt werden, einer Art, die in der Flora der URSS (1963) zusammen mit *C. fischeri* Willd. und *C. willdenowii* Czer. in die Subsection *Fischerianae* Czer. gestellt wurde. Ihre abweichenden Merkmale wie die Apikalplatte und das Elaiosom, in dem der in den übrigen Sippen der Sektion deutlich ausgeprägte Kern erst angedeutet ist, sprechen dafür, daß sich *Centaurea cheiranthifolia* frühzeitig von den übrigen beiden Sippen dieser Sektion abgegliedert hat. Die mehrjährigen Arten sind phylogenetisch offensichtlich älter, was sich zum Beispiel in der Organi-

sation des Elaiosoms (Taf. 9, Fig. 3 und 4) und der Anwesenheit von Exkretionskanälen ausdrückt. Bei den Früchten der *Perennes* haben reduktive Tendenzen die Apikalplatte und den doppelten Pappus bis zu dessen völligem Verlust modifiziert. Deshalb ist es unwahrscheinlich, daß sich die einjährigen Arten dieser Sektion direkt aus den *Perennes* entwickelt haben (vgl. Abb. 37 a mit 37 d); denn die *Annuae* verfügen noch über eine Apikalplatte mit gut entwickelten Polsterzellen, deren Radialwände schräg zum Stylus geneigt sind und einen inneren Pappus mit extrem keuliger Basis. Trotz dieser Unterschiede besitzen alle *Cyanus*-Arten den die Abbruchstelle umgebenden Haarkranz (Taf. 11, Fig. 7 u. 8), der nur in dieser Sippe zu beobachten ist. Gemeinsamkeiten im Bau der Hüllblätter, die sich durch herablaufende, am Rande gefranste Anhängsel auszeichnen, der Habitus und die eng miteinander verwandten Pollentypen sprechen für die Natürlichkeit der Sektion.

Nach dem Aufbau der Achänen lassen sich drei Gruppen unterscheiden, die in einigen Merkmalen eine Beziehung zur Sektion *Psephellus* vermuten lassen. Eine solche konnte auch Wagenitz (1955) zwischen den Pollentypen (besonders zwischen *Montana*- und *Psephellus*-Typ) feststellen.

(5 d) Acrocentron-Zweig

Die untersuchten Arten dieser Sektion zeichnen sich im anatomischen Bau und in der Morphologie ihrer Früchte durch große Einheitlichkeit aus und lassen sich durch mehrere für diese Sektion typische Merkmale charakterisieren (z. B. zentrifugal geförderte Polsterzellen, interzellularenfreie, undifferenzierte Elaiosome). Einheitlich ist auch der Habitus, es handelt sich um meist ausdauernde Pflanzen mit vorwiegend fiederschnittigen, mehr oder weniger langgestielten bis sitzenden Blättern und wenig oder gar nicht verzweigten Stengeln, auf denen meist große, endständige Köpfchen sitzen. Die häufig kleinen, oft in einer verdornten Spitze endenden Hüllblattanhängsel laufen mit einem kammförmig gewimperten Saum am Hüllblatt herab. Die Arten dieser Sektion stimmen außerdem in ihrem Pollentyp (*Scabiosa*-Typ) und in der Chromosomengrundzahl (x = 10) überein. Die gut entwickelten Exkretionskanäle, die reichlichen Gerbstoffeinlagerungen des Perikarps, die undifferenzierten Elaiosome sowie die zerstreute Behaarung sind alles primitive Merkmale, die vermuten lassen, daß dieser Ast nahe der Basis des *Centaurea*-Zweiges (5) entspringt.

Die beiden Arten *C. ragusina* und *C. clementei*, die Hayek (1901) wegen der filzigen Behaarung ihrer Blätter mit einigen Arten der Sektion *Acrolophus* in der Sektion *Pannophyllum* Hay. vereinigt hatte, besitzen, im Unterschied zu den Arten der Sektion *Acrolophus*, Pollen vom *Scabiosa*-Typ und stimmen auch habituell mit den *Acrocentron*-Arten überein. Die fruchtmorphologischen Merkmale der Achänen der beiden Arten sprechen ebenfalls dafür, sie in der Sektion *Acrocentron* zu belassen.

Wie Wagenitz (1955) hervorhebt, stehen die wenigen Sippen (vor allem: *Centaurea* sect. *Chamaecyanus* Willk. und *Aegialophila* Boiss. et Heldr.) mit Pollen vom *Scabiosa*-Typ untereinander in einem engen verwandtschaftlichen Zusammenhang. Es ist daher zu erwarten, daß dieser Zweig (5 d) noch erweitert werden muß.

(5 e) Grossheimia-Chartolepis-Zweig

Der Zweig umfaßt bisher lediglich die beiden im Kaukasus und Vorderasien verbreiteten Sektionen *Grossheimia* und *Chartolepis*. Die großen, im Querschnitt etwas vierkantigen Achänen mit ihrem doppelten, gefiederten Pappus besitzen eine auffallende Ähnlichkeit mit den Früchten der ebenfalls kaukasischen *Centaurea pulcherrima* aus der Sektion *Aetheopappus* (vgl. Tafel 11, Fig. 3 und 4). Die drei Arten der ersten Sektion wurden von Boissier (1875) als Subsektion der Sektion *Jacea* aufgefaßt, während von russischen Botanikern für sie die Gattung *Grossheimia* Sosn. et Takht. geschaffen wurde. Die Zugehörigkeit zur Gattung *Centaurea* ist nach den anatomischen Merkmalen der Früchte (vgl. Merkmalstab.) nicht zu bezweifeln. Diese wie auch die morphologischen Fruchtmerkmale und der Habitus lassen andererseits eine enge Beziehung zur Sektion *Jacea* nicht zu, so daß die drei Arten besser (Wagenitz, 1968) als eigene Sektion aufgefaßt werden müssen (vgl. S. 156). Die Sektion *Chartolepis*, die aus wenigen nahe verwandten Arten besteht, wird nur auf Grund des langgefiederten Pappus auch als eigene Gattung angesehen. Der anatomische Bau der Achänen (Merkmalstab.) spricht jedoch eindeutig gegen eine Abtrennung von der Gattung *Centaurea*. Hinzu kommt noch, daß einige Arten (z. B. *C. demirizii* Wagenitz; Wagenitz, 1960) nur einen rauhen Pappus besitzen.

Ein Vergleich der anatomischen Merkmale der Achänen beider Sektionen ergibt nur wenige deutliche Unterschiede (Elaiosome, Apikalplatten und Polsterzellen). An den Achänen beider Sippen konnten sowohl primitive Merkmale festgestellt werden, die wie die morphologischen an die Sektion *Aetheopappus* erinnern, als auch abgeleitete Merkmale (z. B. in Kern und Parenchymmantel differenzierte Elaiosome, allmähliche Reduktion des Pappus, Fehlen von Exkretionskanälen und die Tendenz zur Verholzung des Perikarps), aus denen zu ersehen ist, daß sich beide Gruppen frühzeitig gesondert weiterentwickelt haben.

Der sicherlich abgeleitetere Charakter der Sektion *Chartolepis* gegenüber der Sektion *Grossheimia* scheint sich auch im Habitus zu äußern. Die ausdauernden Pflanzen der letzteren Sektion entwickeln einen unverzweigten Stengel mit einem großen, endständigen, vielblütigen Köpfchen und sitzenden (*C. polyphylla*) oder herablaufenden (*C. macrocephala*) Blättern (s. S. 88), bei der ersten Art tragen die mittleren Hüllblätter tief und mehr oder weniger regelmäßig eingeschnittene, trockenhäutige Anhängsel, während bei der zweiten Art diese ganzrandig bis unregelmäßig eingerissen sind (vgl. S. 141).

Die Blüten sind gelb. In der Sektion *Chartolepis* dagegen trägt der verzweigte Stengel an den Enden der Zweige mittelgroße Köpfchen. Die oberen und mittleren, ganzrandigen Stengelblätter laufen weit am Stengel herab, die unteren sind gestielt. Die mittleren Involukralblätter tragen hyaline, ganzrandige bis am Rande unregelmäßig eingerissene Anhängsel. Man stellt fest, daß das Herablaufen der Blätter am Stengel, die runden, hyalinen und am Rande unregelmäßig eingerissenen Hüllblattanhängsel sowie eine stärkere Verzweigung des Stengels stets bei den Arten auftreten, deren Achänen die abgeleitetsten Merkmale aufweisen. Die in beiden Sippen auftretende gelbe Blütenfarbe ist als ein weiteres abgeleitetes Merkmal zu werten (s. S. 143). Entsprechende Beispiele lassen sich aus fast allen Sippen der Centaureinae anführen.

(5 f) Jacea-Seridia-Zweig

Dieser Zweig setzt sich aus den Sektionen *Acrolophus* (incl. *Phalolepis*), *Jacea*, *Lepteranthus*, *Melanoloma* und *Seridia* zusammen. Die Zusammenstellung dieser Sektionen resultiert aus der Übereinstimmung in den wichtigsten anatomischen Merkmalen ihrer Achänen. Gemeinsam ist allen Sippen der Aufbau und die Verholzung des Perikarps, die regelmäßige Anordnung der in die Apikalplatte eingesenkten Polsterzellen, die getaucht keulige Basis des inneren Pappus und die wenig zahnartigen Elaiosome, deren Kern von dem ihn umgebenden Parenchymmantel deutlich abgesetzt ist (vgl. Abb. 18—22). Die enge Zusammengehörigkeit dieser Sippen erkennt man aber auch schon an der Form der kleinen (selten länger als 3 mm) Achänen (Tafel 11, Fig. 11—13). Bei allen Vertretern dieses Zweiges treten der gleiche Pollentyp (*Jacea*-Typ) und eine Chromosomengrundzahl von x = 11 (außer sect. *Acrolophus*: x = 9) auf.

Die Sektionen *Jacea* und *Lepteranthus*, die von Boissier als eine Sektion aufgefaßt wurden, stimmen im Habitus gut miteinander überein, zeigen jedoch verschieden gestaltete Hüllblattanhängsel. Das Auftreten der runden, hyalinen, am Rande unregelmäßig eingerissenen Hüllblattanhängsel bei *C. jacea* ist wiederum mit einer Reduktion des Pappus und der Exkretionskanäle verbunden, die sonst für diese beiden Sektionen typisch sind. In allen übrigen Sektionen fehlen sie völlig. Bei *C. nigra* sind die länglich-dreieckigen Hüllblattanhängsel am Rande mit weichen Wimpern besetzt; in der Sektion *Lepteranthus* erscheinen die Anhängsel in der Längsrichtung stark gestreckt, woraus die schwanzartigen, am Rande bewimperten Anhängsel resultieren.

Die strahlenden Randblüten, in denen sich jedoch keine Staminodien mehr entwickeln, die Form der Hüllblattanhängsel (von *C. nigra*), die Exkretionskanäle und Gerbstoffe des Perikarps wie auch der Pollentyp lassen vermuten, daß sich dieser (5 f) und der *Grossheimia-Chartolepis*-Ast (5 e) von einem gemeinsamen Ursprung herleiten, der den Sektionen *Ptosimopappus* (s. Seite 154) und *Acrocentron* (5 d) nahesteht.

Die Achänen der Sektion *Acrolophus*, die anatomisch und morphologisch nicht von denen der Sektion *Phalolepis* abweichen, weisen als einzige Unterschiede zur Sektion *Jacea* eine andersgestaltete Perikarpepidermis, in der reichliche Gerbstoffe die schwarze Farbe der Früchte bedingen, und eine schwächere Perikarpbasis auf (vgl. Abb. 18 a mit 19 a). Außerdem konnten Exkretionskanäle bei den untersuchten Arten nicht festgestellt werden. Dieses Merkmal und der nicht seltene Verlust des Pappus der Achänen (z. B. *C. squarrosa*) sprechen für den abgeleiteten Charakter der Sektion *Acrolophus*, der sich auch in dem einheitlichen Habitus dieser formenreichen Sektion ausdrückt. Es handelt sich um größtenteils zweijährige, reich verzweigte Kräuter, deren Äste eine Vielzahl kleiner, wenigblütiger Köpfchen tragen. Der Stengel und dessen Äste sind bis dicht unter die Köpfchen mit fiederschnittigen Blättern besetzt. Am Rande bewimperte, häufig in einer verdornten Spitze endende und am Rande des Hüllblattes etwas herablaufende Hüllblattanhängsel sind vorherrschend. Die Sektion *Phalolepis* unterscheidet sich habituell von der Sektion *Acrolophus* nur durch die runden, mehr oder weniger ganzrandigen, hyalinen Hüllblattanhängsel.

Die beiden Arten der Sektion *Melanoloma* stehen mit der Sektion *Lepteranthus* in engem Zusammenhang; sie unterscheiden sich im anatomischen Bau ihrer Achänen lediglich durch stärkere und gleichmäßige Verholzung des Perikarps und durch die Polsterzellen, deren Radialwände wesentlich länger werden und die der Apikalplatte mehr oder weniger aufgelagert sind. Die Basis des inneren Pappus, der von Hayek (1931) offensichtlich übersehen wurde, weswegen er auch diese Sektion als Gattung auffaßte, ist extrem keulig. Die Hüllblätter dieser im westlichen Mittelmeergebiet verbreiteten Arten erinnern ebenfalls wegen der schwanzartig verlängerten Hüllblattanhängsel an die Sektion *Lepteranthus*. Wegen des schwarzen, hyalinen, am Hüllblatt herablaufenden Saumes wurden die beiden Arten mehrfach in die Nähe der Sektion *Cyanus* gestellt. Diese Einordnung ist aber auf Grund des Pollentyps (*Jacea*-Typ) und des Baus der Achänen nicht möglich.

Die schwarzbraun-weiß getigerten, gedrungenen Achänen der artenreichen Sektion *Seridia* sind durch den Habitus der Früchte gut von denen der übrigen Sektionen dieses Astes zu unterscheiden. Anatomische Merkmale lassen sich wenige finden, die diese Sippe charakterisieren. Bei Arten (z. B. *C. seridis* s. l.), deren Früchte ein weniger verholztes Perikarp entwickeln, handelt es sich um mehr oder weniger aufrechte, mehrjährige Kräuter mit nicht am Stengel herablaufenden, fiederschnittigen Blättern und mit großen, roten Blüten. Die randständigen weisen trichterförmig vergrößerte Korollen auf. Arten, deren Achänen sich durch stark verholzte Perikarpien und geringe Interzellularenbildung auszeichnen, sind einjährige Pflanzen mit niederliegenden Stengeln, herablaufenden Blättern und kleineren, gelbblütigen Köpfchen, deren Randblüten keine vergrößerten Kronröhren mehr ausbilden. Die Einordnung dieser Sektion in die von Hayek (1901) geschaffene Untergattung *Calcitrapa* ist nach

der Form und den anatomischen Merkmalen der Achänen kaum denkbar. Dagegen sprechen vor allem der Bau des Perikarps, der Elaiosome und des Pappus (vgl. den folgenden Abschnitt).

(5 g) Hymenoncentron-Calcitrapa-Zweig

Dieser, dem *Jacea-Seridia*-Zweig (5 f) sehr nahestehende, aus den Sektionen *Hymenocentron*, *Mesocentron*, *Microlophus*, *Calcitrapa* und *Cynaroides* gebildete Zweig läßt sich durch folgende gemeinsame Merkmale seiner Früchte kennzeichnen: Die sehr flachen Achänen besitzen eine ausgesprochen laterale, schmale Abbruchstelle, an der sehr kleine oder gar keine Elaiosome gebildet werden (Taf. 11, Fig. 15—17). Von den anatomischen Merkmalen der Achänen sind allen Sippen dieses Astes die gestreckt-keulige Basis des inneren Pappus (Abb. 25 b), das an der Basis stark geförderte abaxiale Karpell und die daraus resultierende, extrem seitliche Abbruchstelle, der verlängerte, gekrümmte Funikulus (Abb. 24 a, 27 a) und die kleinen, sekundär vereinfachten Elaiosome gemeinsam (s. S. 94). Exkretionskanäle werden nicht mehr angelegt. Bei diesen abgeleiteten Sippen handelt es sich überwiegend um 2- bis 1jährige, reichverzweigte Kräuter mit vorwiegend am Stengel herablaufenden Stengelblättern (außer sect. *Calcitrapa*). Die gelbe Blütenfarbe ist vorherrschend, die Randblüten sind meist kleiner als die mittleren Röhrenblüten. Die verdornten Anhängsel der Hüllblätter, die in der Form an die der Sektion *Lepteranthus* erinnern (sicherlich eine konvergente Bildung), weisen eine Reduktion der seitlichen, ebenfalls verdornten Fiederpaare bis zu deren völligem Verlust auf, so daß nur der kräftige Enddorn persistiert. In der Sektion *Microlophus* wird auch dieser weitgehend reduziert (z. B. *Centaurea behen*).

Zur Sektion *Hymenocentron* gehörte nur *C. diluta*. Maire hat (in Jahandiez u. Maire, 1934) auf Grund enger Beziehungen zwischen dieser Art und *C. algeriensis* (sect. *Mesocentron*) diese Sektion aufgelöst. Die Übereinstimmung ist durch die gemeinsame Chromosomengrundzahl von x = 10 (Guinochet, 1957 b) bestätigt worden. Diese Arten, wie auch *C. solstitialis* und *C. melitensis* zeigen im Bau und der Form ihrer Achänen große Übereinstimmung, sie weichen aber in fast allen Merkmalen von den drei großköpfigen *Mesocentron*-Arten (*C. eriophora, C. sulphurea* und *C. maroccana* [= *C. pterodonta* Pomel.]) ab (vgl. Abb. 24 a mit 25 a), die auch eine Chromosomengrundzahl von x = 12 aufweisen. Parallel verlaufende Reduktionstendenzen, die an den Elaiosomen und anderen Merkmalen zu beobachten sind, bestätigen, daß es sich hier um zwei verschiedene Sippen handelt. Man vergleiche auch den Testa-Index beider Gruppen (S. 95). Ich schlage deshalb vor, die Sektion *Mesocentron* auf die 3 Arten (*C. eriophora, C. sulphurea* und *C. maroccana*) zu beschränken und die übrigen Arten in der Sektion *Hymenocentron* zusammenzufassen.

Die beiden vorderasiatischen Sektionen *Microlophus* und *Cynaroides* lassen sich durch den Habitus und die anatomischen Merkmale ihrer Achänen

(Abb. 26 und 27), besonders durch ihre gut entwickelten Polsterzellen, wobei die von *C. kurdica* etwas an die der Sektion *Mesocentron* erinnern, gut gegen die übrigen Sippen dieses Astes abgrenzen.

Die artenreiche Sektion *Calcitrapa* ist mit der Sektion *Hymenocentron* nahe verwandt. In den Elaiosomen werden jedoch keine Kerne mehr ausdifferenziert (Taf. 9, Fig. 6); die Polsterzellen sind sehr klein und in die Apikalplatte tief eingesenkt. Gegenüber den übrigen Sippen dieses Astes entwickeln die 2- bis 1jährigen, sympodial verzweigten Kräuter nie am Stengel herablaufende Blätter. Die zahlreichen, kleinen Köpfchen werden wie bei *C. bruguieriana* (DC.) Hand.-Mazz. (sect. *Tetramorphaea*) von den oberen Stengelblättern mehr oder weniger umhüllt. Die Achänen der letztgenannten Art sprechen dafür, daß diese der Sektion *Calcitrapa* sehr nahesteht.

Anhang zu (5)
P t o s i m o p a p p u s - Zweig
(*Centaurea* sect. *Ptosimopappus*)

Die einzige Art der Sektion *C. ptosimopappa* wurde zuerst von Boissier mit den Arten der Sektion *Cheirolophus* in der Gattung *Ptosimopappus* vereinigt. Später erhielt diese Art in einer eigenen Sektion von Hoffmann (1894) und von Hayek (1901) in der Gattung *Centaurea* wieder ihren Platz neben der Sektion *Cheirolophus*. Die angenommene enge Beziehung zu den *Cheirolcphus*-Arten beruhte auf den habituellen Ähnlichkeiten, auf dem scheinbar einfachen, hinfälligen Pappus und auf den Abbruchstellen der Achänen, die man für einander entsprechend hielt. Ein Vergleich der Achänen zeigt, daß die Abbruchstellen keineswegs gleichzusetzen sind (vgl. Taf. 11, Fig. 9—10 mit Taf. 11, Fig. 6). Weiterhin haben die Längsschnitte durch die Früchte von *C. ptosimopappa* ergeben, daß der Pappus doppelt ist. Die Borsten des inneren sind jedoch bis auf die keulige Basis reduziert; die des äußeren bleiben über der Basis parenchymatisch, woraus sich ihre Hinfälligkeit erklärt (Abb. 31). Die am Rande abgerundete Apikalplatte ist sekundärer Natur und bietet keine Möglichkeit für eine verwandtschaftlich begründete Einordnung.

Das Elaiosom, das, wie es für die Sektion *Jacea* typisch ist, in einen gewellten, verholzten Kern und einen Parenchymmantel differenziert ist, die großlumigen Exkretionskanäle und der Pollentyp, Wagenitz ermittelte den *Jacea*-Typ, deuten darauf hin, daß es sich um eine abgeleitete Reliktart handelt, die sich frühzeitig vom *Jacea-Seridia*-Ast (5 f) abgegliedert hat.

(6) C r u p i n a - Zweig

In einer karpologischen Arbeit stellte Briquet (1930 c) bereits fest, daß die Achänen dieser im Mittelmeergebiet verbreiteten Arten an ihrer Basis keine Elaiosome und im Perikarp keine Exkretionskanäle mehr ausbilden. Er hob außerdem (1930 b) die für diese Gattung typische Behaarung des Perikarps

(Abb. 10 b—d) hervor. Zur Charakterisierung dieser Gruppe kann außerdem der apikale, ringwulstartige Pappus-Perikarp-Komplex (Abb. 10 a und Taf. 10, Fig. 6), die völlig kahle Epidermis des Krönchens (Taf. 8, Fig. 7) und auch das Hilum caudatum des Samens herangezogen werden. Wie aus dem Längsschnitt (Taf. 10, Fig. 6) hervorgeht, zeichnet sich die Kronröhrenbasis durch einen inneren und einen äußeren basalen Saum aus. Eine vergleichbare Bildung wurde bei keiner anderen der untersuchten Sippen gefunden. Die fehlenden Exkretionskanäle, der apikale Ringwulst, die Haare des Perikarps, der hohe Testaindex (12,0) wie auch die wenigblütigen, in rispig-doldentraubigen Infloreszenzen angeordneten Köpfchen mit stark reduzierten Randblüten (es fehlen Staminodien und Griffel) sind abgeleitete Merkmale, die wie auch der eigene Pollentyp (*Crupina*-Typ) die Gattung gegen andere der Centaureinae abgrenzen. Das Hilum caudatum, das parenchymatische Perikarp und das Fehlen eines basalen Elaiosoms lassen den Schluß zu, daß die näheren Verwandten in der Gattung *Serratula* zu suchen sind.

(7) Cnicus-Zweig

Bei der Aufzählung der Entwicklungslinien auf Seite 142 wurde in Klammern ein siebenter Zweig, die Gattung *Cnicus*, angegeben. Die Klammern sollen die Ungewißheit seiner Abzweigung ausdrücken; denn eine Reihe von Merkmalen (Merkmalstab.) spricht dafür, daß die Bindung dieser abgeleiteten Art zum *Centaurea*-Zweig (5), besonders zum *Jacea-Seridia*-Ast (5 f) sehr groß ist. Die einzige Art, *Cnicus benedictus*, ist durch die Form und den anatomischen Bau der Früchte gut zu charakterisieren, z. B. durch die stark hervortretenden Rippen des Perikarps und die Form des inneren Pappus (Abb. 12). Der Pollen dieser Art gehört dem *Jacea*-Typ an.

Abschließend sei nochmals hervorgehoben, daß die überwiegend nach morphologischen und anatomischen Merkmalen der Achänen zusammengestellten Zweige nicht vollständig sind, da mir von einigen Sektionen kein Material zur Verfügung stand. Die im speziellen Teil behandelte Sektion *Pseudophaeopappus* konnte in diesem Zusammenhang nicht erörtert werden, da aus dem Herbarmaterial nicht alle Merkmale zu entnehmen waren.

Ein Vergleich dieser Äste mit den von Wagenitz (1955) nach den Pollentypen zusammengefaßten Gruppen von Sippen ergibt eine weitgehende Übereinstimmung. Für die angestrebte Aufgliederung der Gattung *Centaurea* in Untergattungen, die in einem natürlichen Zusammenhang stehen, könnten diese Äste als Grundlage dienen.

V. Nomenklatorische Bemerkungen

In diesem Abschnitt soll auf zwei Sippen hingewiesen werden, die, von einigen Autoren als eigene Gattungen angesehen, auf Grund der vorliegenden Untersuchungen den Status einer Sektion der Gattung *Centaurea* L. erhalten müssen:

Centaurea sect. **Grossheimia** (Sosn. et Takht.) M. Dittrich **comb. et stat. nov.**

Basionym: *Grossheimia* Sosn. et Takht., Dokl. Akad. Nauk Armensk. SSR, III, **1,** 1945; Sosnowsky in Fl. URSS, **28:** 332, 1963.

Syn.: *Centaurea* L. sect. *Jacea* DC. § *Macrocephalae* Boiss., Fl. orient. **3:** 616, 632. 1875.

Man vergleiche hierzu die Merkmalstabelle auf Seite 138 und die Ausführungen auf Seite 150.

Centaurea sect. **Heterolophus** (Cass.) M. Dittrich **stat. nov.**

Basionym: *Heterolophus* Cass., Dict. Nat. **50:** 250, 1827.

Syn.: *Centaurea* L. subgen. *Heterolophus* (Cass.) Dobrocz., Bot. J. AN URSR VI: **2,** 1949 n. v.; Klokow in Fl. URSS **28:** 463, 1963.

Man vergleiche hierzu Seite 148.

C. Zusammenfassung

Aus der Subtribus Cardueae-Centaureinae wurden 8 Gattungen auf ihre anatomischen Fruchtmerkmale hin untersucht. Von der Gattung *Centaurea* L. wurden 25 Sektionen erfaßt.

Als besonders wichtig für die Begrenzung der Sippen haben sich im Bau der Achänen das Perikarp (besonders dessen Epidermis und der anatomische Bau der Apikalplatte), die Behaarung, der Pappus, die Abbruchstelle der Achäne, das Elaiosom und der Same (besonders dessen Hilum) erwiesen.

In einer Merkmalstabelle (S. 138) wurden die die untersuchten Gattungen begrenzenden, anatomischen Merkmale der Achänen zusammengestellt. Aus Spalte 5 der Tabelle geht hervor, daß der „doppelte Pappus", der durch diese Untersuchungen genau definiert werden konnte, als Merkmal zur Gattungsbegrenzung von *Centaurea* L. s. str. keine Bedeutung hat.

Durch die anatomischen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß sich der doppelte Pappus vom einfachen herleitet und daß jener durch Reduktion sekundär vereinfacht werden kann.

Die unnatürliche Stellung einiger Arten (*C. crassifolia* Bertol., *C. tweediei* Hook. et Arn.) sowie die Umgrenzung zweier Sektionen (*Hymenocentron* und *Mesocentron*) konnte auf Grund der anatomischen Merkmale der Achänen geklärt werden. Der größte Teil der Sektionen der Gattung *Centaurea* L. zeichnet sich durch gemeinsame Fruchtmerkmale aus; nur ihre Sektionen *Cheirolophus, Stizolophus* und *Centaurea* (= sect. *Centaurium*) weichen von diesen stark ab, wodurch ihre Stellung in der Gattung *Centaurea* L. fraglich geworden ist.

Durch die an den Achänen deutlich werdenden Entwicklungstendenzen, die sowohl progressiver als auch regressiver Natur sind, gelangt man zu den für diese Gruppe als primitiv anzusehenden Fruchtmerkmalen. Daraus ergab sich, daß die Gattung *Serratula* L. (insbesondere deren Sektion *Mastrucium* Cass.)

dem Ursprung dieser Subtribus am nächsten steht. Von dieser „Ursprungsgattung" gehen mindestens 6 bis 7 Zweige (Entwicklungslinien) „stammbuschartig" aus. Einer davon, der *Centaurea*-Zweig, gliedert sich wiederum in wenigstens 5 Zweige auf, von denen der *Aetheopappus-Psephellus*-Zweig nach den Fruchtmerkmalen die primitivste und phylogenetisch älteste Sektion der Gattung *Centaurea* L. s. l., die Sektion *Aetheopappus*, enthält. Die vorwiegend nach anatomischen Merkmalen der Achänen zusammengestellten Zweige entsprechen weitgehend den von Wagenitz (1955) aufgestellten Gruppen von Sippen mit gleichem Pollentyp. Darüber hinaus war es möglich, die Sippen mit Pollen vom *Serratula*- und *Jacea*-Typ noch zu untergliedern, sowie die die Zweige aufbauenden Sektionen durch anatomische und z. T. morphologische Fruchtmerkmale gegeneinander abzugrenzen.

Summary

Carpological researches in the system of *Centaurea* and related genera.

In the subtribe Cardueae-Centaureinae 8 genera were examined concerning the anatomical characters of the fruit. 25 sections of the genus *Centaurea* were included.

Chiefly the pericarp (especially the epidermis and the anatomy of the apical plate), the hairiness, the pappus, the basis, the elaiosom, and the seed (especially its hilum) has proved to be particularly important in the structure of the achenes for the delimitation of groups.

A list is given (p. 138) of the anatomical characters of the achenes delimitating the genera. It is evident, as column 5 shows, that the „double pappus" exactly defined in this paper is without any influence on the delimitation of the genus *Centaurea* L. s. str.

It was possible to show by the anatomical researches that the double pappus has derived from the simple one and that the double pappus can be reduced secondarily.

On the basis of the anatomical characters of the achenes the unnatural position of several species (*C. crassifolia* Bertol., *C. tweediei* Hook. et Arn.) and the delimitation of two sections (*Hymenocentron* and *Mesocentron*) could be corrected. By examining the common criterions of the majority of sections in the genus *Centaurea* L. the position of the sections *Cheirolophus, Stizolophus,* and *Centaurea* (= sect. *Centaurium* DC.) is questionable.

We are lead to the primitive characters of fruits concerning this group by the evolutionary tendencies which are visible in the achenes and which are progressive as well as regressive. Hence it follows that the genus *Serratula* L. (especially the section *Mastrucium* Cass.) is next to the origin of this subtribe. At least 6—7 branches (evolutionary lines) diverge from this hypothetical ancestral of the most primitive genus of the subtribe, *Serratula*, which is taken as a starting point for each of these lines. One of them, the *Centaurea*-branch,

diverges into at least 5 branches. According to the fruit characters the *Aetheopappus-Psephellus*-line includes the most primitive and phylogenetically oldest section *Aetheopappus* (Cass.) O. Hoffm. of the genus *Centaurea*. These lines made up predominantly by anatomical characters of the achenes correspond mostly with the groups set up by Wagenitz (1955) based on the same type of pollen. In addition it was possible to classify the groups with pollen of the *Serratula-* and the *Jacea*-type and to define the sections (forming the different branches) by the anatomical and morphological characters of the fruits.

D. Literaturverzeichnis

Baksay, L., 1956: Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. **7**, 321—334.

Bohlmann, F., Postulka, S., u. Ruhnke, J., 1958: Die Polyine der Gattung *Centaurea* L. — Chem. Ber. **8**, 1642—1656.

Boissier, E., 1875: Flora orientalis. — Vol. **3**. Basel und Genf.

Bresinsky, A., 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosome. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. — Bibl. bot. **126**.

Briquet, J., 1916: Etudes carpologiques sur les genres de Composées *Anthemis, Ormenis* et *Santolina,* suivies de quelques conclusions anatomiques et physiologiques d'intérêt général. — Annu. Cons. Jard. bot. Genève **18—19**, 257—313.

— 1930 a: Carpologie du genre *Mantisalca*. — Arch. Sci. phys. et nat., pér. 5, **12**, 99—114.

— 1930 b: Carpologie du genre *Crupina*. — Candollea **4**, 241—278.

— 1930 c: Les émergences et trichomes des *Crupina*. — Candollea **4**, 191—201.

Candolle, A. P. De, 1837: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Bd. **6**. — Paris.

Cassini, H., 1817—30; Artikel im „Dictionnaire des Sciences Naturelles". — Strasbourg et Paris.

Col, M. A., 1901—04: Recherches sur l'appareil secreteur interne des Composées. — J. Bot. (Paris) **15**, 166—168; **18**, 110—133, 153—175.

Cronquist, A., 1955: Phylogeny and Taxonomy of the Compositae. — Amer. Midl. Nat. **53**, 478—511.

Czerepanov (Čerepanov), S., 1963: Subsektion *Fischerianae* Czer., in Flora URSS **28**, 608.

Dawson, J. W., 1961: A revision of the genus *Anisotome* (Umbelliferae). — Univ. Calif. Publ. Bot. **33**, 1—98.

Dormer, K. J., 1961: The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea*. — New Phytol. **61**, 32—35.

Esau, Katharine, 1962: Plant Anatomy. — New York.

Fiori, A., 1925—29: Nuova Flora analitica d'Italia. — Bd. **2**. Firenze.

Gerdts, C. L., 1905: Bau und Entwicklung der Kompositenfrucht mit besonderer Berücksichtigung der offizinellen Arten. — Diss. Bern, Leipzig.

Grawirowskaja (Gravirovskaja), E., 1921: Skizze eines karpologischen Systems der Kompositen (russ.). — Acta Univ. Voronegiensis **1**, 227—237.

Guinochet, M., 1957: Contribution à l'étude caryologique du genre *Centaurea* L. s. l. — Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord. **48**, 282—300.

Hayek, A. v., 1901: Die *Centaurea*-Arten Österreich-Ungarns. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **70**, 585—773.

— 1927: Die Arten der Gattung *Centaurea* L. Sekt. *Centaurium* Cass. — Pflanzenareale **I, 5,** 54—57, Karten 45—46.
— 1928—31: Prodromus florae peninsulae Balcanicae. Bd. 2. (ed. F. Markgraf). — Rep. Spec. Nov. Beih. **30,** 2 (*Centaurea:* p. 735—795. 1931).
Hegnauer, R., 1963: Chemotaxonomie. Bd. **2.** — Basel und Stuttgart.
Heineck, O., 1890: Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen. — Diss. Gießen, Leipzig.
Hess, R., 1938: Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Kompositen. — Bot. Jb. **68,** 435—496.
Hoffmann, O., 1894: Compositae. In: Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. **IV.** Teil, **5.** Abt. 87—387.
Jahandiez, E., et Maire, R., 1934: Catalogue des plantes du Maroc. Bd. 3. Alger.
Johansen, D. A., 1940: Plant microtechnique. — New York, London.
John, A., 1921: Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte. — Beih. bot. Zbl. **38,** 182—203.
Kleine, R., 1912: *Centaurea solstitialis* L., ein mediterraner Gast in unserer Flora im Trockenheitsjahr 1911, mit Beobachtungen über den Dimorphismus ihrer Samen. — Dt. bot. Mschr. **23,** 86—96.
Klercker, J. Af., 1889: Studien über Gerbstoffvakuolen. — Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. **13,** Afd. III, Nr. 8.
Küster, E., 1956: Die Pflanzenzelle. 3. Aufl. — Jena.
Lavialle, M. P., 1912: Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. — Ann. Sc. nat. Bot., sér. 9, **15,** 39—141.
Maheshwari, P., 1950: An introduction to the embryology of Angiosperms. — New York.
Mestre, J.-Ch., 1957: La présence de deux ovules dans l'ovaire de quelques Cynarées. — Bull. Soc. bot. Fr. **104** (1/2), 37—40.
Netolitzky, F., 1926: Die Samenschale in der Systematik und Phylogenie. In: Linsbauer, Handb. der Pflanzenanatomie. 2. Abt. 2. Teil, Bd. **10,** 44—48. — Berlin.
Sass, J. E., 1951: Botanical microtechnique. 2nd Ed. Iowa.
Schwere, S., 1896: Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Kompositen. — Flora **82,** 32—66.
Sernander, R., 1906: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — Kgl. svensk. Vet.-Akad. Handl. **41,** Nr. 7.
Sifton, H. B., 1945: Air-space tissue in plants. — Bot. Rev. **11,** 108—143.
Skalinska, M., 1959: Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms (Dicotyledones). — Act. Soc. Bot. Polon. **28,** 487—529.
Solereder, M., 1899—1908: Systematische Anatomie der Dikotyledonen. — Stuttgart.
Sosnowsky (Sosnowski), D. I., 1963: Gattung *Aetheopappus* Cass. In: Flora URSS, **28.** — Moskau, Leningrad.
Stefanoff, B., u. Georgieff, T., 1931: Beitrag zur Begrenzung der Arten der Gattung *Centaurea* L. von der Sektion *Cyanus* DC. (bulg. mit dt. Zusammenf.). — Spis. bulg. Akad. **44,** 133—193.
Takhtajan (Tachtadzjan), A., 1959: Die Evolution der Angiospermen. — Jena.
Tzvelev (Cvelev), N. N., 1963: Gattung *Stizolophus* Cass. In: Flora URSS, **28.** — Moskau, Leningrad.
Venkateswarlu, J., 1941: Vascular supply in the ovules of some Compositae. — Curr. Sci. **10,** Nr. 8, 367—368.
Wagenitz, G., 1955: Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. l. — Flora **142,** 213—279.
— 1960: Über einige Arten der Gattung *Centaurea* aus der Türkei. — Willdenowia **2,** 456—468.

— 1962: Die Gattung *Oligochaeta* (DC.) C. Koch (Compositae-Cynareae). — Veröff. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochsch., Zürich **37**, 315—329.
— 1963: Die Eingliederung der „*Phaeopappus*"-Arten in das System von *Centaurea*. — Bot. Jb. **82**, 137—215.

Anmerkung: Bei den russischen Autoren wurde die von ihnen selbst verwendete Schreibweise der Namen benutzt. In den Fällen, in denen sie von der internationalen Transliteraturion abweicht, wurde letztere in Klammern hinzugefügt.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 30. Dezember 1966.

Anschrift des Verfassers:
Manfred Dittrich, Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, 1 Berlin 33, Königin-Luise-Straße 6—8.

Tafelerklärungen

Für die halbschematischen Achänenlängsschnitte wurden folgende Signaturen verwandt:

1. Verholztes Gewebe: Eng punktiert
2. Parenchymatisches Gewebe: Weitläufig punktiert
3. Testaepidermis: Entsprechend dem Zellindex und der Neigung ihrer Radialwände eine verschieden enge und geneigte Schraffur
4. Subepidermales Testagewebe: Unsigniert
5. Sternparenchym (Ablösungsgewebe): Kreuze
6. Gefäße: Gerissene Linie
7. Pappus: Schwarz

Erklärung der bei den Abbildungen und Tafeln verwendeten Abkürzungen:

Perikarp

Ap	Apikalplatte
Cu	Kutikula
Exk	Exkretionskanal
Frw	Fruchtwand (Perikarp)
FrwE	Perikarpepidermis
G	Gerbstoffe
Krö	Krönchen
Pz	Polsterzelle
Se	Sekretionsepithel

Haare

Bz	Epidermale Basalzelle
Sch	Schlauchhaar
Stz	Stielzelle

Pappus

äP	Äußerer Pappus
iP	Innerer Pappus
Dpr	Dorsales (abseitiges) Parenchym
Zpr	Zentrales Parenchym

Elaiosom

E	Elaiosom
Ek	Kern des Elaiosoms
Em	Parenchymmantel des Elaiosoms
Stp	Sternparenchym

Gefäße

Dg	Dorsalgefäß (mediane Vertikalgefäße)
Fg	Funikulargefäß
Ig	Integumentgefäß
Mbg	Medianes Basalgefäß
Rg	Apikales Ringgefäß
Tvg	Transversales Vertikalgefäß

Same

F	Funikulus
I	Integument
M	Mikropyle
T	Testa
Te	Testaepidermis

D	Diskus
K	Korolle
Kn	Narbe der Kronröhre
Stn	Narbe des Stylus

Tafel 8

Längsschnitte durch den apikalen Teil der Achänen von:

Fig. 1. *Centaurea ruthenica* Lam.
Fig. 2. *Centaurea nigra* L. ssp. *rivularis* Brot.
Fig. 3. *Centaurea jacea* L.
Fig. 4. *Serratula coronata* L.
Fig. 5. *Serratula caput-najae* Zahariadi
Fig. 6. *Centaurea pulcherrima* (Willd.) Cass. s. l.
Fig. 7. *Crupina vulgaris* Cass.
Fig. 8. *Mantisalca salmantica* (L.) Briq. et Cav.
Fig. 9. *Centaurea dealbata* Willd.

Tafel 9

Fig. 1. *Centaurea bella* Trautv. Medianer Längsschnitt durch die Abbruchstelle, das Sternparenchym (Ablösungsgewebe) zeigend (Pfeil).
Fig. 2. *Centaurea barbeyi* (Alb.) Sosn. Medianer Längsschnitt durch das undifferenzierte, interzellularenreiche Elaiosom.
Fig. 3. *Centaurea mollis* Waldst. et Kit. Das in einen verholzten Kern und einen Parenchymmantel differenzierte Elaiosom im medianen Längsschnitt zeigend.
Fig. 4. *Centaurea cyanus* L. Medianer Längsschnitt durch das in Kern und Parenchymmantel differenzierte, abgerundete Elaiosom.
Fig. 5. *Volutaria lipii* (L.) Cass. Medianer Längsschnitt durch die Basis der Achäne. Rechts im Bild liegt das adaxiale Karpell. Nähere Erläuterungen im Text.
Fig. 6. *Centaurea iberica* Trev. ex Spr., das sekundär undifferenzierte Elaiosom zeigend (Pfeil).

Tafel 10

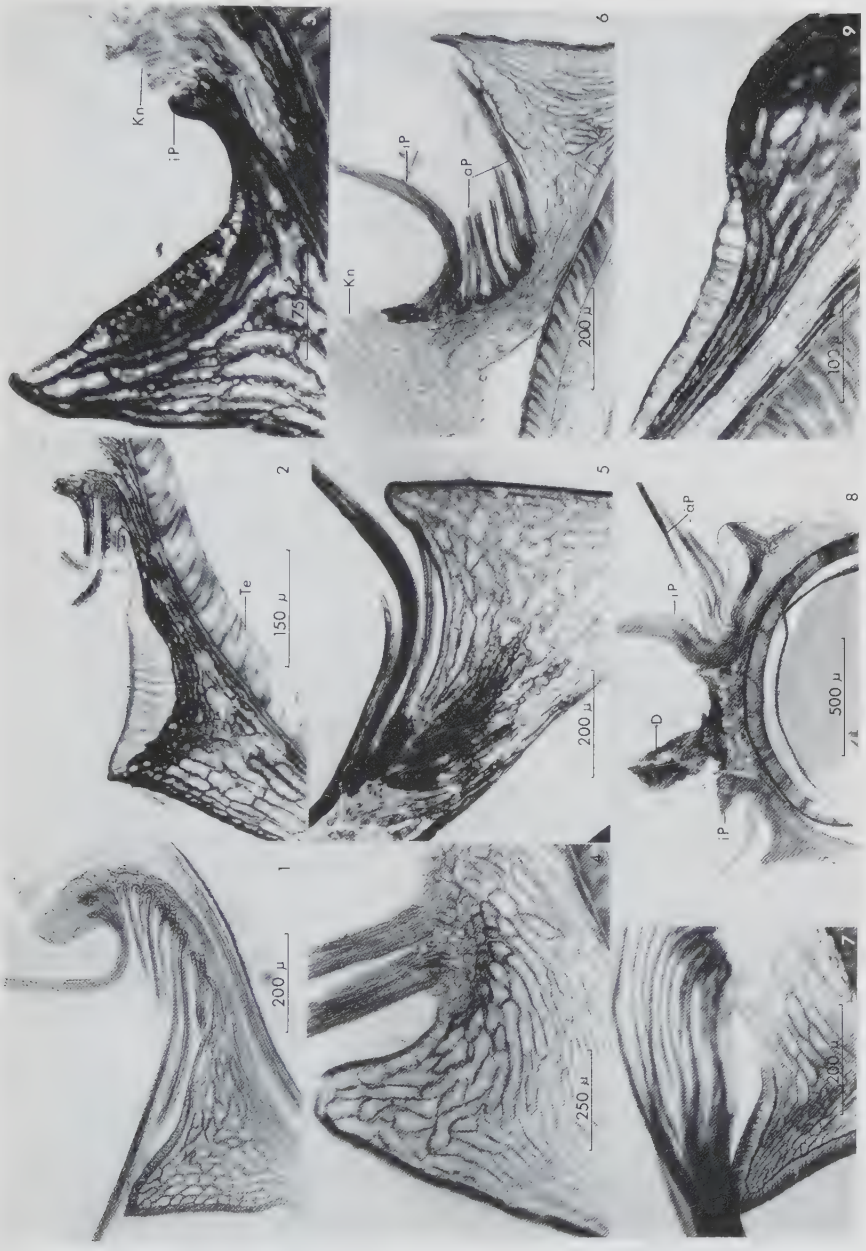
Fig. 1. *Centaurea pulcherrima* (Willd.) Cass. Medianer Längsschnitt durch die Fruchtwand im mittleren Bereich der Achäne, den über den abaxialen Dorsalmedianus gelegenen Exkretionskanal zeigend.
Fig. 2. *Serratula coronata* L. Der Querschnitt zeigt einen Ausschnitt des Perikarps mit dem über dem adaxialen Dorsalmedianus gelegenen Exkretionskanal; darunter die Testaepidermis mit ihren noch lebenden Portoplasten, beachte ihre Zellkerne (Pfeil).
Fig. 3. *Volutaria lippii* (L.) Cass. Adaxiale Karpellbasis median längs. Über dem Dorsalmedianus liegt ein eiförmiger Exkretionsbehälter. Nähere Erläuterungen im Text.
Fig. 4. *Volutaria lippii* (L.) Cass. Perikarp aus dem mittleren Teil der Achäne im Längsschnitt, die dreizelligen Haare und die für diesen Verwandtschaftskreis typische Epidermis zeigend. Beachte auch die großen Tüpfel der Perikarpzellen.
Fig. 5. *Centaurea pulcherrima* (Willd.) Cass. s. l. Perikarp der Achäne längs. Gerbstoffkügelchen in der Epidermis und den darunterliegenden Perikarpzellen.
Fig. 6. *Crupina vulgaris* Cass. Der die Kron-Staubblatt-Röhre tragende Perikarpwulst, der mit der keuligen Basis des inneren Pappus verwachsen ist im medianen Längsschnitt.
Fig. 7. *Volutaria lippii* (L.) Cass. Same mit einem typischen Hilum basale. Das Perikarp ist zum größten Teil entfernt.
Fig. 8. *Centaurea cheiranthifolia* Willd. Same mit einem Hilum laterale (Perikarp völlig entfernt).
Fig. 9. *Centaurea montana* L. Same mit einem Hilum laterale.

Fig. 10. *Centaurea ruthenica* Lam. Same mit einem Hilum caudatum. Der Funikulus zeigt sich als weißes Anhängsel.

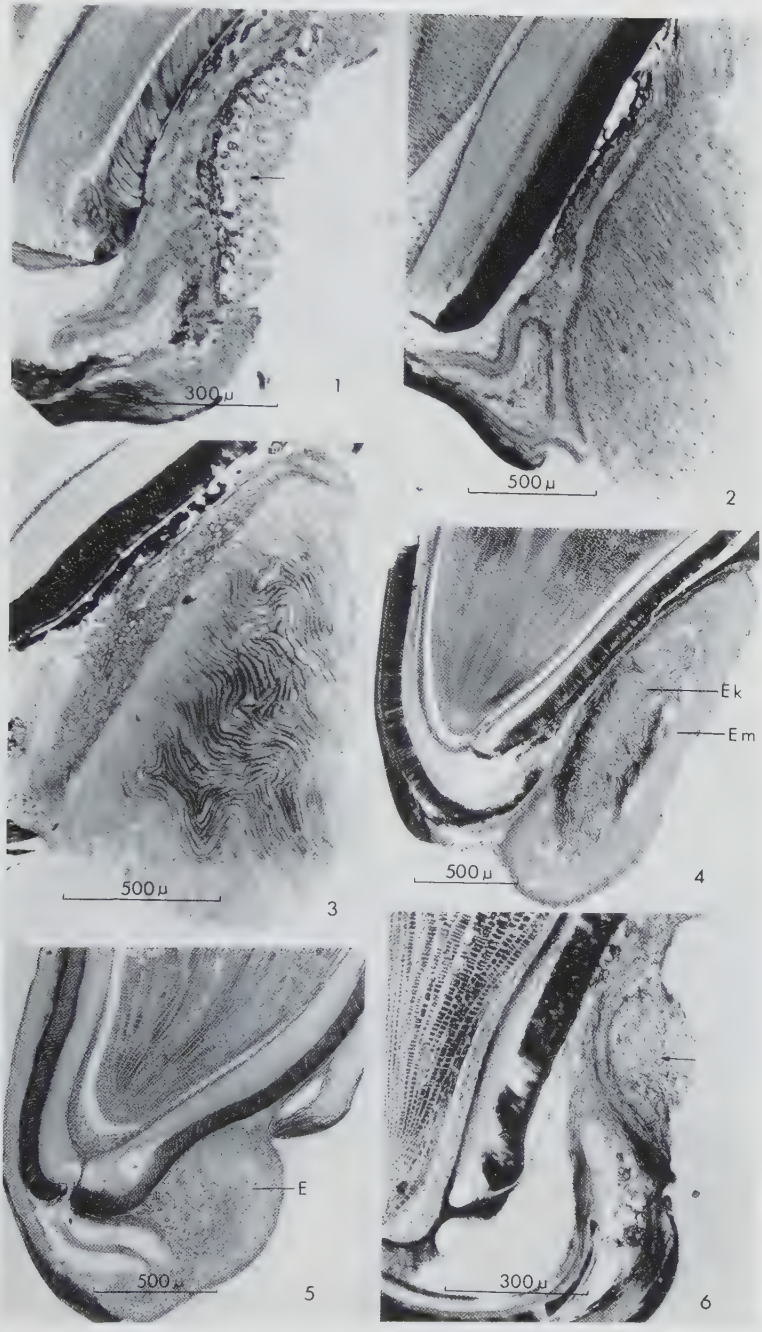
Die adaxiale Seite des Samens (Integument) liegt in den Fig. 7—10 auf der linken Seite der Bilder.

Tafel 11

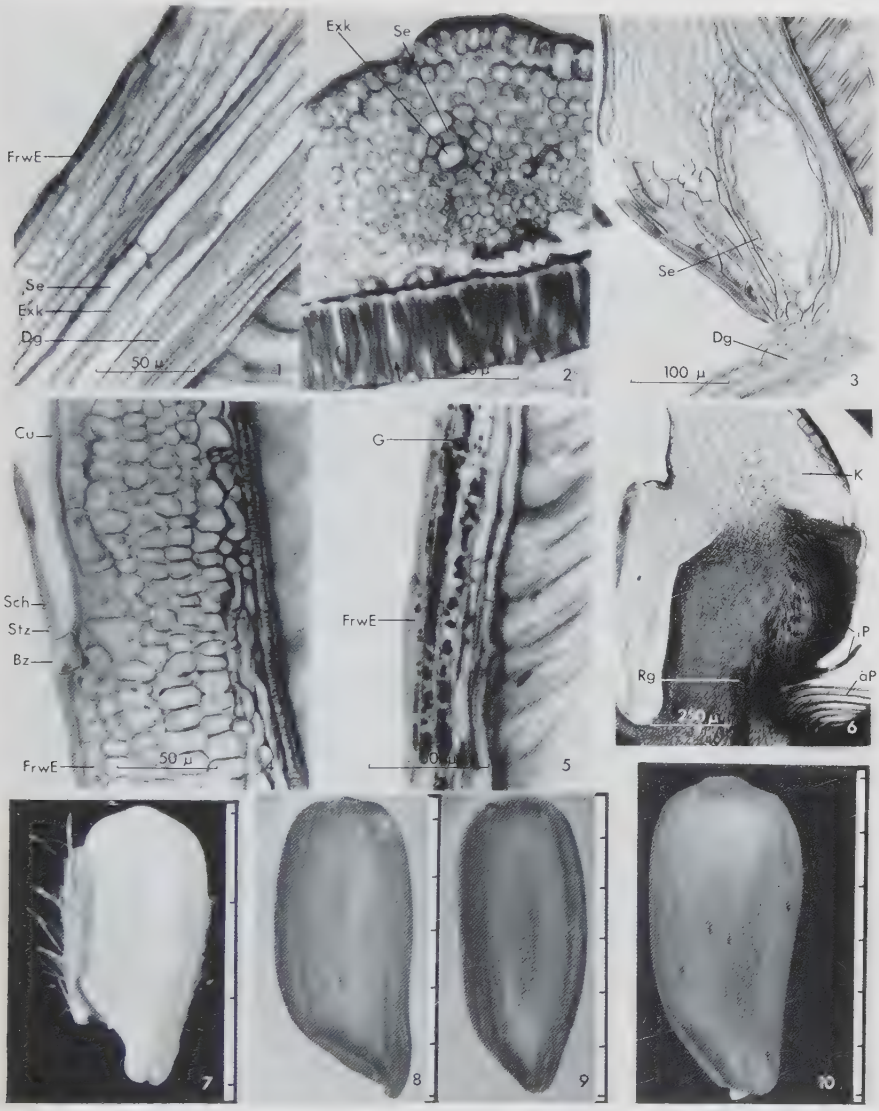
Fig. 1. *Serratula quinquefolia* M. Bieb.
Fig. 2. *Serratula cupuliformis* Nakai et Kit.
Fig. 3. *Centaurea pulcherrima* (Willd.) Cass. s. l.
Fig. 4. *Centaurea polyphylla* Ldb.
Fig. 5. *Centaurea* cf. *exsurgens* Sosn.
Fig. 6. *Centaurea ptosimopappa* Hay.
Fig. 7. *Centaurea mollis* Waldst. et Kit.
Fig. 8. *Centaurea cyanus* L.
Fig. 9. *Centaurea crassifolia* Bertol.
Fig. 10. *Centaurea webbiana* Sch. Bip.
Fig. 11. *Centaurea nigra* L. ssp. *rivularis* Brot.
Fig. 12. *Centaurea nigrescens* Willd.
Fig. 13. *Centaurea jacea* L.
Fig. 14. *Centaurea sphaerocephala* L.
Fig. 15. *Centaurea solstitialis* L.
Fig. 16. *Centaurea sulphurea* Willd.
Fig. 17 (a—c). *Centaurea calcitrapa* L., Reduktion des Pappus.



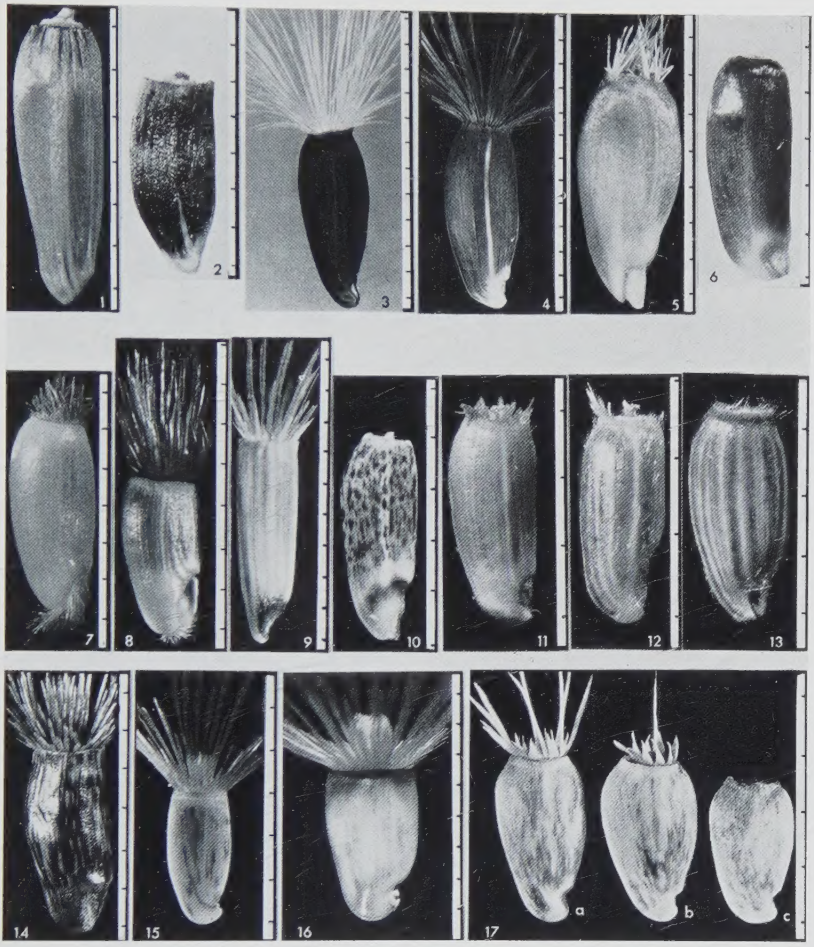
M. Dittrich: Zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen.



M. Dittrich: Zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen.



M. Dittrich: Zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen.



M. Dittrich: Zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen.

Lebenslauf

Am 26. November 1934 wurde ich, Manfred Dittrich, als zweites Kind des Gartenbaumeisters Helmut Dittrich und seiner Ehefrau Gertrude geb. Pallasch in Berlin-Pankow geboren.

Am gleichen Ort besuchte ich die Grund- und Oberschule nach dem Tode meines Vaters bis zum Jahre 1951.

Nach einer Forstlehre in Luckenwalde, die ich 1953 mit der Gehilfenprüfung abschloß, legte ich im Jahre 1957 in Berlin-Schöneberg meine Reifeprüfung ab.

Danach begann ich im Wintersemester 1957/58 mein Studium an der Freien Universität Berlin mit den Fächern Botanik, Allgemeine Biologie und Chemie. Meine Lehrer waren in dem Fach Botanik die Herren Professoren Eckardt und Wagenitz (Pflanzensystematik und -morphologie) und die Herren Professoren Drawert und Reinert (Pflanzenphysiologie) und Herr Professor Schmidt (Mikrobiologie); in dem Fach Allgemeine Biologie Herr Professor Lüers; in dem Fach Zoologie die Herren Professoren Ulrich und Herter und in dem Fach Chemie die Herren Professoren Lautsch und Jahr.

Im Jahre 1960 war ich für ein Semester an der Albert-Ludwigs-Universität in Freiburg i. Br. immatrikuliert.

Im November 1961 legte ich die Diplomvorprüfung ab. Im gleichen Jahr heiratete ich die Studentin der Botanik Renate Dittrich.

Nach einer einsemestrigen Tätigkeit als studentische Hilfskraft am Institut für Angewandte Botanik der Technischen Universität Berlin im Jahre 1962, war ich vom Sommersemester 1963 an als wissenschaftlicher Hilfsassistent am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin tätig.

Im Januar 1963 erhielt ich das Thema der vorliegenden Dissertation von Herrn Professor Dr. G. Wagenitz.

Berlin-Friedenau, den 20. September 1966